BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

53

N° 381 MAI-JUIN 1976

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs J. Dorst, C. Lévi et R. Laffitte.

Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéros,** à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1976

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 381, mai-juin 1976, Sciences de la Terre 53

Recherches sur les Madréporaires du Trias

IV. Formes cério-méandroïdes et thamnastérioïdes du Trias des Alpes et du Taurus sud-anatolien

par Jean-Pierre Cuif *

Résumé. — L'analyse microstructurale des Madréporaires cério-méandroïdes triasiques contenus dans les gisements des Alpes et ceux du Taurus sud-anatolien achève de démontrer [1] que les familles actuellement utilisées pour leur classement sont entièrement hétérogènes.

Les données microstructurales ainsi recueillies complètent et précisent les résultats précédemment obtenus sur la structure du groupe des Madréporaires au Trias. La cohérence des groupements qui apparaissent alors suggère que les critères sur lesquels ils sont fondés pourraient constituer la base de taxons supra-génériques devant se substituer aux catégories utilisées jusqu'ici.

Abstract. — This paper includes a microscopic study of the cerio-meandroid corals from some outcrops of the alpin chain : Ladino-Carnian of the Dolomites, Norian of the Taurus and Rhetian of Austria.

As it was previously shown with the solitary and phacelo-dendroid corals (Cuif, 1972, 1974, 1975), the knowledge of the septal structures prove that the families used in the present classification, for the triassic period, require important modifications.

Introduction 68

I. Les Stylinidae triasiques 70

A. — Espèces du Trias alpin 70

Genre *Cassianastraea* 70

Genre *Palaeastraea* Kuhn et *Phyllocoenia* auct. 74

Palaeastraea grandissima (Frech) 74

Phyllocoenia decussata Reuss 78

Phyllocoenia incrassata Frech 82

Conclusion 82

Proposition taxinomique : *Kuhnastraea* nov. gen. 83

B. — Genre *Palaeastraea* et formes homéomorphes du Trias de Turquie 84

Présence du genre *Palaeastraea* en Turquie 84

Palaeastraea minima nov. sp. 84

* *Laboratoire de Paléontologie, Bât. 504, Faculté des Sciences, 91405 Orsay.*

1. Suite des études consacrées aux formes simples et phacélo-dendroïdes (1972, 1974 et 1975).

Palaeastraea granulata nov. sp. 86
Formes homéomorphes à microstructure septale trabéculaire 89
Types à ornementation granulaire : *Ampakabastraea* All. (*A. nodosa* nov. sp.) 89
Types homéomorphes à ornementation latérale pennulaire : *Karatchastraea* nov. gen. (*K. karatchensis* nov. sp.) 92
C. — Le genre *Stylina* 94
Conclusion 95
Affinités de *Cussianastraea reussi* 95
Position des genres *Palaeastraea* et *Kuhnastraea* 96
II. Les Astraeoida triasiques cério-méandroides 97
A. — Isastrées triasiques et formes voisines 97
Genre *Isastraea* 98
Formes du Trias des Dolomites 98
Isastraea labyrinthica (Klipstein) 100
Isastraea bronni (Klipstein) 103
Isastraea guembelii Laube 105
Rapport des trois termes *labyrinthica*, *bronni* et *guembelii* 107
Proposition taxinomique 107
Classement de l'espèce *guembelii* Laube : *Gumbelastraea* nov. gen. 107
Désignation de la forme affine de Turquie 108
Désignation des formes méandroïdes en rapport avec *Gumbelastraea* 108
Isastraea haueri Laube 109
Formes des couches du Zlambach 111
Isastraea profunda Reuss 113
Isastraea profunda var. *major* Frech 114
Isastraea norica Frech 116
Proposition taxinomique : *Gablonzeria* nov. gen. 118
Genre *Elysastraea* Laube 118
B. — Isastrées et formes voisines 121
Sous-genre *Margarastraea* Frech 121
Genre *Chorisastraea* Frech 123
C. — Formes cério-méandroïdes du Trias de Turquie 126
Observation préliminaire 127
Groupe *Protoheterastraea* 127
Cerioheterastraea nov. gen. 127
Groupe *Volzeia* 132
Meandrovolzeia nov. gen. 132
Groupe *Distichophyllia* 133
Distichomeandra nov. gen. 136
D. — Types cério-méandroïdes à microstructure septale trabéculaire 136
Groupe *Gablonzeria* 136
Gablonzeria reussi nov. sp. 136

Gablonzeria meandriformis nov. sp. 138
Groupe *Stuoresia*. 140
Stuoresia cerioidea nov. sp. 140
Genre *Toechastraea* Volz, emend. Cuif, 1967 140
Présence dans le Norien de Turquie 144
Toechastraea major nov. sp. 144
Toechastraea pachyphylla nov. sp. 146
Toechastraea plana nov. sp. 146
Position taxinomique 148

Conclusions 148
1. Absence du genre *Isastraea* au Trias supérieur 148
2. Rapports entre les faunes du Taurus et celles des Alpes 148
3. Mode de groupement des types structuraux mis en évidence au cours de ce chapitre. 149

III. Principaux types microstructuraux de Thamnasteriidae triasiques 150
Définition du genre *Thamnasteria*. Conceptions actuelles de la famille des Thamnasteriidae 150
A. — Formes du Trias alpin 151
Thamnasteria rectilamellosa Winkler 151
Thamnasteria norica Frech 154
Autres Thamnasteriidae triasiques des gisements alpins 156
Thamnasteria ramosa (Münster) 157
Propositions taxinomiques 159
Oedalmia nov. gen. 159
Lupitschia nov. gen. 159
B. — Formes thamnastérioïdes des gisements triasiques de Turquie 160
Alakiria nov. gen. 160

Conclusion générale 162

INTRODUCTION

L'étude des Madréporaires coloniaux massifs constitue un test très significatif de la valeur d'une méthode d'analyse. Nulle part ailleurs en effet les convergences ne sont aussi prononcées que chez ces formes où le contact mutuel de polypiérites plus ou moins individualisés aboutit à des édifices très fréquemment comparables du point de vue morphologique.

C'est la raison pour laquelle la classification actuelle des Madréporaires triasiques, qui résulte directement des études de Frech (1890) et Volz (1896), n'utilise qu'un très petit nombre de termes génériques pour la classification des formes massives, associant chacun d'eux (à peu de chose près) à des caractéristiques superficielles.

Ces travaux représentent cependant un progrès notable par rapport aux analyses des prédécesseurs de ces deux auteurs. Ainsi Münster (1839) ne décrit-il dans son mémoire (p. 38, pl. II, fig. 17) qu'une seule forme cériaïde (*Astraea venusta*). Klipstein, (1843, pl. XX, fig. 8 à 11) mentionne deux genres *Meandrina* et *Astrea*, pourvus chacun de deux termes spécifiques seulement : respectivement *M. bronni* et *M. labyrinthica*, d'une part, puis *A. goldfussi* et *A. regularis*.

Avec Laube, par contre, l'importance et la variété des colonies massives dans la faune triasique est beaucoup mieux reconnue. Sur les cinq planches consacrées aux Madréporaires dans le mémoire de 1865, exactement la moitié leur est réservée. Apparaissent alors, dans la classification, des termes génériques déjà utilisés à cette époque pour les faunes plus récentes : Laube fait usage des genres *Stylina* (1 espèce), *Microsolena* (2 espèces), *Phyllocoenia* (1 espèce), *Astrocoenia* (1 espèce), *Latomeandra* (3 espèces) et *Isastraea* (3 espèces).

En ce qui concerne les faunes du Trias nord-alpin, Reuss utilise pratiquement les mêmes termes, leur adjoignant occasionnellement un genre nouveau pour la classification de formes très différenciées du point de vue morphologique (par exemple *Coccophyllum*).

Avec les très riches collections étudiées par Frech (1890), la composition de la faune triasique dans le Norien supérieur des Alpes (autrefois Rhétien) se trouve correctement représentée du point de vue quantitatif : l'étude globale du mémoire de Frech montre en effet que cet auteur décrit et figure une trentaine d'espèces coloniales massives, soit plus du double de ce qui est cité par Reuss. En outre, par le soin qu'il prend de figurer différents spécimens de chacune d'elles (ayant fréquemment eu à sa disposition plusieurs dizaines d'échantillons par terme), Frech exprime nettement l'importance qu'il attribue à ce groupe.

Cependant, ce progrès n'est pas accompagné d'une évolution équivalente sur le plan de l'analyse taxinomique. En effet, Frech utilise quasi exclusivement les caractéristiques morphologiques externes et conserve pratiquement la subdivision mise en place par ses prédécesseurs. De la sorte, les termes génériques *Isastraea* (incl. *Latimeandra*), *Thamnastraea* et *Phyllocoenia* réunissent encore dans le mémoire de 1890 la très grande majorité des formes décrites par Frech.

Cet état de chose persiste avec Volz (1896), sans doute à cause de la collaboration de Frech à la rédaction de ce mémoire. Une certaine évolution est cependant sensible, en rap-

port avec l'introduction des caractéristiques microstructurales dans les diagnoses génériques. Mais une fois encore, ainsi que nous avons pu le constater dans les précédents fascicules, l'utilisation de ces observations microstructurales est proposée avec un schématisme qui rend immédiatement caducs les taxons où elles sont employées.

Volz attribue en effet aux genres utilisés une caractéristique microstructurale précise, mais cette affectation est réalisée sans souci de conformité avec la structure de l'espèce-type du genre. Ainsi, la définition du terme *Isastraea*, demeurée jusque-là entièrement morphologique, se voit-elle complétée par l'indication de la présence d'un « Urseptum » (cf. p. 21). Ce système autoritaire est évidemment en contradiction avec les règles actuellement admises, et on conçoit que, de ce fait, la terminologie préconisée par Volz se révèle très fréquemment inutilisable.

Pourtant, à l'exception de quelques études très ponctuelles, c'est la classification issue de ces deux mémoires qui a été utilisée jusqu'à présent dans toutes les monographies régionales et, sur un plan plus général, c'est également sur elle que sont fondées les reconstitutions phylétiques proposées dans la littérature.

Depuis l'étude des faunes contenues dans les gisements alpins (Tyrol du Nord et Dolomites), la découverte de très importants affleurements fossilifères en Turquie a notablement accru la quantité de matériel à notre disposition. Les fascicules II et III de ces recherches (Cuif, 1974 et 1975) ont déjà fait apparaître l'intérêt de l'étude de ces formes dont la qualité de conservation peut se comparer aux meilleurs spécimens issus des calcaires de Cipit.

Sur cette aire géographique pourtant assez vaste, il est également clair que les rapports entre les faunes observées sont étroits [cf., par exemple, le genre *Retiophyllia* (Cuif, 1974 : 383)] et le domaine ainsi délimité constitue donc un ensemble particulièrement intéressant du point de vue évolutif.

L'étude des faunes issues de ces nouveaux gisements sera donc poursuivie à propos des formes coloniales massives étudiées ci-dessous, et avec les principes mêmes qui ont déterminé la composition des précédents volumes. Le choix des formes étudiées est fonction de leur importance dans la faune, ou du caractère significatif de leur microstructure. En outre, les éléments d'ordre spécifique ne seront abordés qu'exceptionnellement : chaque fois que la définition d'un taxon d'ordre générique l'exige, ou lorsque se présente un exemple particulièrement net des possibilités de distinction à ce niveau taxinomique.

Le présent travail ne représente donc nullement une description exhaustive des Madréporaires triasiques, mais bien plutôt la phase préparatoire d'une telle monographie, au cours de laquelle sont recherchés les facteurs susceptibles de fournir les bases d'une classification cohérente de ces faunes.

I. LES STYLINIDAE TRIASIQUES

La différenciation de la famille des Stylinidae dès le Trias supérieur est admise par Wells (*in* Moore : 363 et 375), dans le plus récent traité de systématique dont nous disposons actuellement. Une opinion analogue est formulée par Diener (1921 : 24) mais, par contre, J. Alloiteau (1952 : 607) n'admet aucun genre triasique dans la famille des Stylinidae telle qu'il la conçoit.

Parmi les auteurs anciens, seul Volz a utilisé cette famille dans sa classification, et elle ne comportait qu'un seul genre, d'ailleurs nouveau : *Cassianastraea*. C'est donc ultérieurement qu'y furent introduits les représentants triasiques des genres *Phyllocoenia* et *Stylina* décrits par Frech et Volz.

A. — Espèces du Trias alpin

Genre **CASSIANASTRAEA** Volz, 1896

Espèce-type : *Cassianastraea reussi* (Laube), p. 95, text-fig. 49, pl. XI, fig. 32-36.
Syn. : *Stylina reussi* Laube, 1865 : pl. 5, fig. 7.

Morphologie

Laube décrit sous ce terme de très petites colonies digitiformes, édifiées par des polypiérites jointifs à l'origine mais nettement distincts à leur extrémité distale. De très petites dimensions (0,5 à 0,8 mm de diamètre), ces courts polypiérites montrent une costulation longitudinale externe bien visible sur l'original de Laube (fig. 7 a) représenté à nouveau ici (pl. I, 1, 2 et 3).

Du point de vue morphologique les polypiérites constituant cette forme se distinguent par :

— le très faible développement apparent de leur appareil septal. Insérées sur une très forte muraille, on observe en effet cinq cloisons principales (en général) toujours très minces, avec lesquelles alternent plus ou moins régulièrement un nombre égal de cloisons secondaires, parfois inapparentes.

— l'existence de planchers parfaits, horizontaux et peu abondants, constituant toute l'endothèque : autre caractéristique structurale déjà signalée par Volz.

— l'absence de toute structure axiale, les bordures internes des cloisons, parfois très légèrement rhopaloïdes, demeurent toujours libres entre elles.

Microstructure

Les particularités morphologiques de ce polypier coïncident avec les caractéristiques microstructurales très accusées des cloisons et de la structure thécale. L'examen des sec-

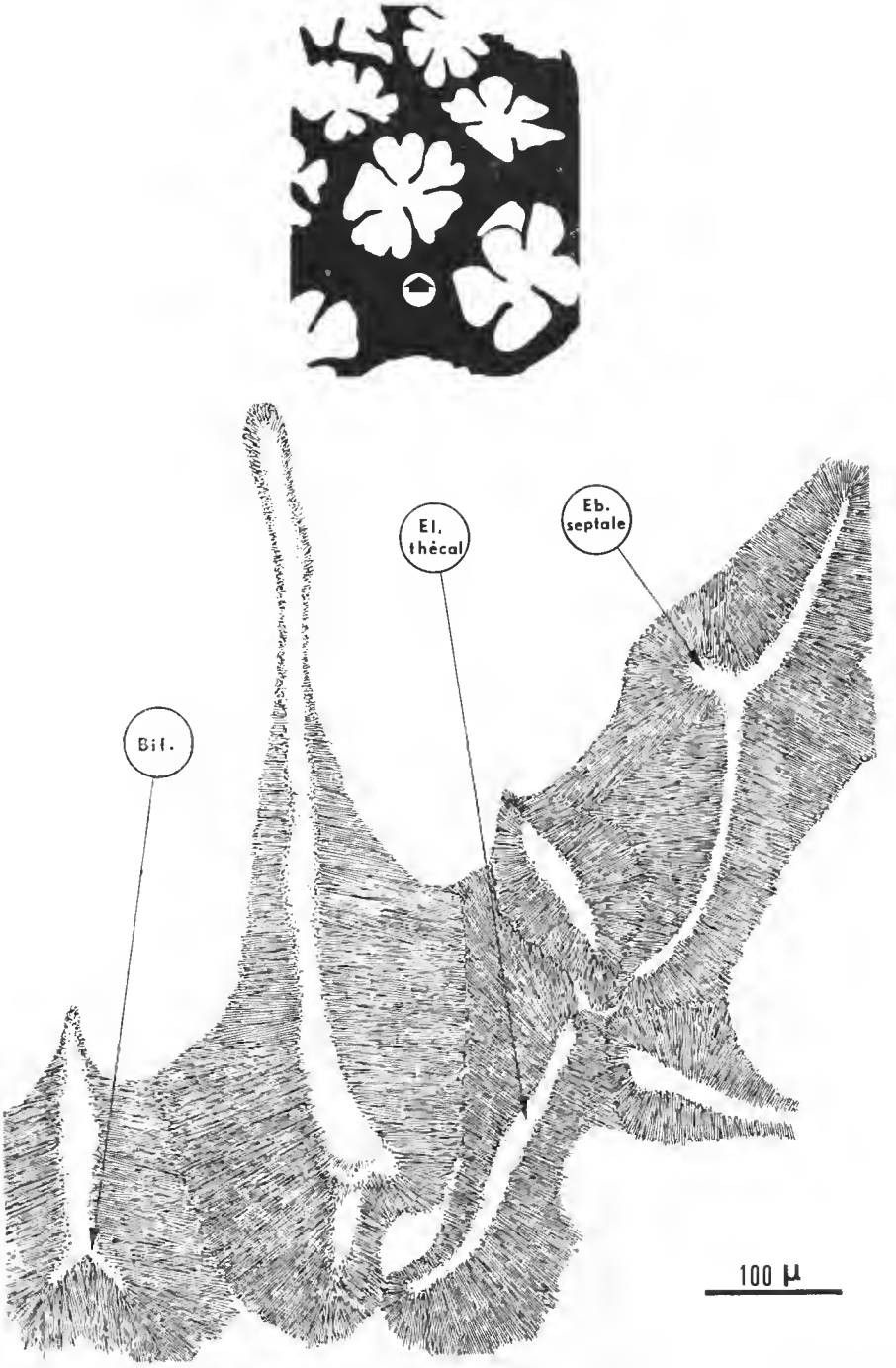


Fig. 1. — Morphologie et microstructure des sections transversales de *Cassianastraea reussi* (Laube). Notez : la présence constante de sclérenchyme fibreux indifférencié ; divers stades d'évolution des éléments radiaires et la persistance plus ou moins prolongée de l'aspect bifide (Bif.) de la bordure périphérique des cloisons ; la différenciation progressive des ébauches septales (Eb. septale) à partir des éléments de la thèque (El. thécal).

tions montre en effet que les cloisons très minces visibles dans la cavité générale (cf. pl. 1, 4) ne représentent que les moitiés internes d'éléments radiaires fortement épaissis dans leur moitié périphérique, où ils entrent fréquemment en contact mutuel édifiant ainsi une muraille partiellement septothécale.

Le caractère septothécal de la muraille n'est cependant que secondaire et, peut-on dire, accidentel. Il existe en effet des éléments thécaux distincts, constituant une structure bien définie qui s'ajoute aux bordures épaissies des cloisons pour former l'épaisse muraille caractéristique de cette forme (cf. fig. 1).

Histologiquement, les cloisons ainsi que les éléments thécaux sont absolument identiques. Ils sont constitués d'un sclérenchyme parfaitement continu : fibres subparallèles, groupées en faisceaux aigus dont les apex sont alignés selon un plan médian pratiquement rectiligne.

Bien qu'elles n'aient pu être analysées complètement qu'à propos des cloisons de second ordre, les modalités d'apparition des éléments radiaires à partir des éléments thécaux constituent un phénomène particulièrement intéressant.

Lorsque l'ectoderme présente l'inflexion constituant l'ébauche septale, celle-ci se constitue toujours à partir d'un des segments thécaux : on constate donc l'apparition d'un centre de convergence sur une face de ce segment, l'autre pouvant demeurer parfaitement indifférenciée. Ce phénomène se décèle parfaitement par la discordance observable entre les fibres thécales, à direction radiaire, et les fibres septales à direction générale perpendiculaire aux précédentes (cf. fig. 1, Eb. septale).

L'ébauche septale ainsi constituée va croître en direction axiale mais en conservant longtemps des rapports structuraux avec le segment thécal dont elle est issue : l'extrémité périphérique du plan médio-septal des cloisons conserve ainsi très tard l'aspect bifide caractéristique de ses origines (cf. fig. 1, Bif.). Au terme de son développement, la cloison s'individualise complètement et le plan médio-septal est alors totalement séparé de celui des éléments thécaux. Même à ce stade cependant, il est encore possible d'observer, chez certaines cloisons (cf. fig. 1, la cloison majeure), une légère disposition bifide, vestige de l'origine thécale de l'élément radiaire.

Affinités de ce type structural

Le caractère parfaitement indifférencié du sclérenchyme septal constitue un point de similitude remarquable avec le groupe de formes phacélo-dendroïdes du genre *Volzeia* (cf. Cuif, 1974 : 332-352). Cette analogie de la structure septale est d'ailleurs parfaitement corroborée par l'identité microstructurale des thèques de ces deux formes, ainsi que les modalités d'insertion des éléments radiaires sur la structure thécale.

Ceci peut paraître paradoxal de prime abord compte tenu des particularités qui viennent d'être décrites chez *Cassianastraea*. Cependant, la structure thécale des polypiers du groupe *Volzeia* est bien caractérisée par sa structure fibro-radiaire et l'insertion plus ou moins profonde des cloisons à l'intérieur de l'épaisse couche fibreuse de la thèque. Chez ces formes à polypiérites distincts les uns des autres, la muraille ainsi constituée ne prend évidemment jamais l'aspect symétrique qu'elle présente chez *Cassianastraea* : les faisceaux fibreux de la thèque de *Volzeia* sont uniquement à direction centripète.

Une observation déjà réalisée par Volz au sujet de ces espèces (*T. badiotica* et *subdichotoma*), assez peu significative, isolée, prend tout son sens lorsqu'on établit la comparaison avec *Cassianastraea*.

Volz, a en effet, bien remarqué, et même figuré (p. 13, fig. 7 et 9, ainsi que p. 23, fig. 19 et 20) chez les polypiérites de ces espèces, l'existence à l'extérieur de la couche fibreuse elle-même, d'une mince zone qu'il nomme « muraille vraie » et dont il signale le rapport avec l'urseptum (plan médio-septal) des éléments radiaires. Cette zone se retrouve exactement identique chez *Cassianastraea*, à la fois par sa position et son évolution au cours de l'ontogenèse : simplement chez cette forme massive l'opposition des structures thécales concernant deux polypiérites adjacents lui donne une position symétrique par rapport aux couches fibreuses relatives à chacun d'eux.

On décèle également une corrélation très nette par les modalités de développement des cloisons. Chez les formes du groupe *Volzeia*, l'ébauche septale apparaît comme un centre de calcification inséré sur la thèque fibreuse, le plan médio-septal résultant d'une inflexion de l'ectoderme générateur de cette muraille.

Un autre indicateur de corrélation, et plus explicite encore, est fourni par le rappel des modalités de la gemmation chez les *Volzeia*. Chez ces formes (cf. Cuif, 1974 : 347), après la mise en opposition des bordures internes de deux cloisons diamétralement opposées, chaque moitié de ces cloisons, de part et d'autre du plan médio-septal continu qui caractérise ce genre, se comporte comme la thèque des calices secondaires. On observe ainsi que les éléments radiaires néo-formés apparaissent selon des modalités exactement identiques à celle qui viennent d'être décrites pour *Cassianastraea*. A la fin du processus, la séparation des polypiérites se réalise simplement par disjonction des deux moitiés de cloison, jusque-là adjacentes.

Entre le moment du contact des bordures septales internes et cette séparation des polypiérites secondaires, la structure du plan de bipartition du polypiérite initial est exactement homologue de celle qui est réalisée chez *Cassianastraea*.

On est donc amené à conclure que ces deux genres, très différents du point de vue morphologique, sont cependant à réunir dans le même exemple taxinomique. La similitude des microstructures septales et celle des processus ontogéniques impose ce regroupement qui ne pouvait résulter d'une simple comparaison des morphologies.

Il semble en outre inutile d'insister sur l'impossibilité d'utiliser la famille des Stylinidae pour classer *Cassianastraea*, que l'on utilise la définition proposée par Wells, ou celle de J. Alloiteau. Ces deux auteurs s'accordent en effet à reconnaître chez les genres de cette famille une structure trabéculaire parfaitement réalisée, en système simple pour Wells (p. F 375), en système divergent pour Alloiteau (p. 607). *Cassianastraea* ne peut évidemment prendre place dans l'un ni l'autre de ces cadres.

Par contre, la réunion de *Cassianastraea* avec les espèces du genre *Volzeia* oblige à envisager l'hypothèse de la création d'un taxon supragénérique destiné à recevoir les autres formes pourvues des caractéristiques microstructurales et ontogéniques comparables à celles qui viennent d'être décrites ou rappelées à propos de ces deux formes.

Répartition géographique

Connue du Sett-Sass, où elle est très peu abondante, cette forme est aussi présente en Turquie, dans les gisements de L'Alakir Cay, où elle est également rare. Elle y montre

un habitus encroûtant qui n'est pas signalé dans la littérature, et qui est la seule forme sous laquelle elle a été trouvée dans ces gisements.

Genres **PALAEASTRAEA** Kuhn, et **PHYLLOCOENIA** auct.

Les auteurs anciens, jusqu'à Diener (1921 : 24), reconnaissaient l'existence d'un groupe d'espèces rangées dans le genre *Phyllocoenia*, terme employé pour la première fois à leur sujet par Reuss (1854 : 99, pl. XIII, fig. 2-3), pour la *P. decussata* des couches triasiques de Gosau et du Zlambach (attribuées à l'époque au Crétacé).

Après l'interprétation chronologique correcte de ces formations, Frech conserva néanmoins l'espèce dans ce genre, le complétant par plusieurs formes nouvelles dont les deux plus importantes sont *P. incrassata* et *P. grandissima*.

En 1936, O. Kühn (p. 19-32) récuse l'attribution générique admise jusque-là et fonde sur *Phyllocoenia grandissima* Frech un terme générique nouveau : *Palaeastraea*. Dans ses commentaires suivant la comparaison *Phyllocoenia-Heliastraea*, J. Alloiteau (1957 : 120) a mis en évidence les caractères différentiels qu'il constatait après sa révision de *Phyllocoenia irradians* (espèce-type du genre) et concluait à la valeur du genre proposé par Kühn. Ce terme est cependant dépourvu à l'origine (et l'est demeuré) de toute indication microstructurale. C'est donc par la description de *Palaeastraea grandissima* (Frech) qu'il est nécessaire de commencer l'analyse de ces formes triasiques.

Palaeastraea grandissima (Frech), 1890

Syn. : *Phyllocoenia grandissima*, Frech, 1890 : 31, pl. III, fig. 10-11 ; pl. IX, fig. 1-7a.

Remarque préliminaire : Similitude avec *Astraea rosacea* Goldf., pl. 22, fig. 6.

Au moment de la création du terme spécifique *grandissima*, Frech observait, dans une note infrapaginale (p. 31), que le polypier ainsi isolé avait très probablement été déjà décrit par Goldfuss sous le nom d'*Astraea rosacea*. Goldfuss figure en effet un galet formé à partir d'un madréporaire colonial dont les calices correspondent très exactement à certains des spécimens que Frech désigne par son nouveau terme. Cependant, précise-t-il, « en raison des grandes difficultés qui sont bien connues pour l'utilisation des collections de Bonn, j'ai été obligé de renoncer à une comparaison », et il s'est ainsi résolu à la création d'un nouveau terme.

Parmi les nombreux échantillons que j'ai récoltés dans les couches du Zlambach, dans les affleurements centrés autour de Fischerwiese, un spécimen roulé, figuré ici (pl. II, 4) présente des caractéristiques morphologiques ressemblant de façon accusée à celles qui apparaissent sur celui de Goldfuss (pl. II, 4 et 5). Mais pas plus que Frech, et quelles qu'aient pu être les raisons qui étaient déjà déterminantes de son temps, je n'ai pu avoir accès au spécimen de Goldfuss, et ignore même s'il existe encore dans les collections de Bonn. Dans ces conditions on ne peut évidemment que s'en tenir à la solution de Frech, qui se trouve d'ailleurs entérinée par un long usage. La priorité de Goldfuss n'en semble pas moins très probable.

Morphologie

L'examen de la planche IX du mémoire de Frech montre que cet auteur a réuni sous le terme spécifique en question un assez grand nombre de morphotypes. Les collections de la Bayerische Staatssammlung de Munich conservent, sous le numéro As XII 28, un ori-

ginal de Frech consistant en une plaque polie d'assez grande taille, qui a été figurée par cet auteur (pl. IX, 2). C'est à partir de l'étude de cette forme que seront différenciés les morphotypes que Frech lui a adjoints.

Le polypier choisi pour lectotype est une colonie dont les polypiérites mesurent 10 à 15 mm dans leur plus grande dimension transversale. Les cloisons, peu nombreuses, présentent un profil très bien caractérisé, et frappent par leur grande épaisseur apparente, qui peut atteindre 2,5 mm. Les septes majeurs sont arrondis au bord axial et atténués à leur bordure périphérique. Ils alternent assez régulièrement avec des éléments radiaires de second ordre à profil symétrique.

La figuration d'une structure thécale compacte, telle qu'elle apparaît dans le mémoire de Frech, ainsi que sur la figuration de l'original présentée ici (pl. II, 1), résulte de la superposition des débris des dissépiments périphériques observables à travers la sparite très claire qui cimente l'organisme. En réalité, si les limites des calices sont adjacentes, et si ces colonies sont apparemment cérioïdes, toute structure thécale a disparu entre polypiérites voisins, qui ne sont plus délimités que par le changement d'orientation des dissépiments qui s'y rapportent.

Microstructure

Une observation d'ordre microstructural a déjà été réalisée par Frech au sujet de cette espèce. Il a en effet bien expliqué l'extraordinaire épaisseur apparente des cloisons par la mise en place, surimposée aux cloisons vraies, de couches plus ou moins importantes de « stéréoplasme ». En outre, le même auteur, en signalant la présence d'un « Urseptum » dans les cloisons proprement dites, fournit également un début d'interprétation de la microstructure septale.

Les observations ci-dessous, en confirmant pour l'essentiel les vues de Frech, apportent des données permettant une meilleure interprétation des microstructures observées, indispensables pour une discussion des affinités de cette forme.

Épaississement des cloisons : Les lames minces et le microscope électronique établissent sans équivoque que le « stéréoplasme » de Frech est d'origine dissépimentaire. Au lieu de conserver leur disposition normale perpendiculaire au plan septal, les dissépiments de *Palaeastraea grandissima* s'accolent longitudinalement aux faces latérales, peut-être en rapport avec le petit nombre des cloisons et leur grand écartement. En outre, ces dissépiments deviennent très épais, et par suite d'une régularisation dans le dépôt fibreux arrivent à constituer des plans verticaux intercalés entre les éléments radiaires proprement dits (fig. 2 C). Au lieu d'être distincte de la cloison, comme c'est le cas dans la figure 2 C, cette structure supplémentaire peut être étroitement accolée à elle : l'élément radiaire prend alors localement une épaisseur tout à fait inhabituelle (cf. pl. II, 3).

Microstructure septale : Selon une disposition déjà observée antérieurement (cf. par exemple *Distichophyllum* Cuif, 1974 ; 376), l'urseptum observé par Frech correspond à la zone médio-septale agrandie par la dissolution secondaire, et fréquemment recristallisée en calcite sparitique. Chez *Palaeastraea grandissima*, cette zone médio-septale présente un dessin en dent de scie relativement régulier chez certaines cloisons, occasionnel chez d'autres et parfois très atténué, surtout chez les septes secondaires : cette évolution est d'ailleurs observable dans un même calice.

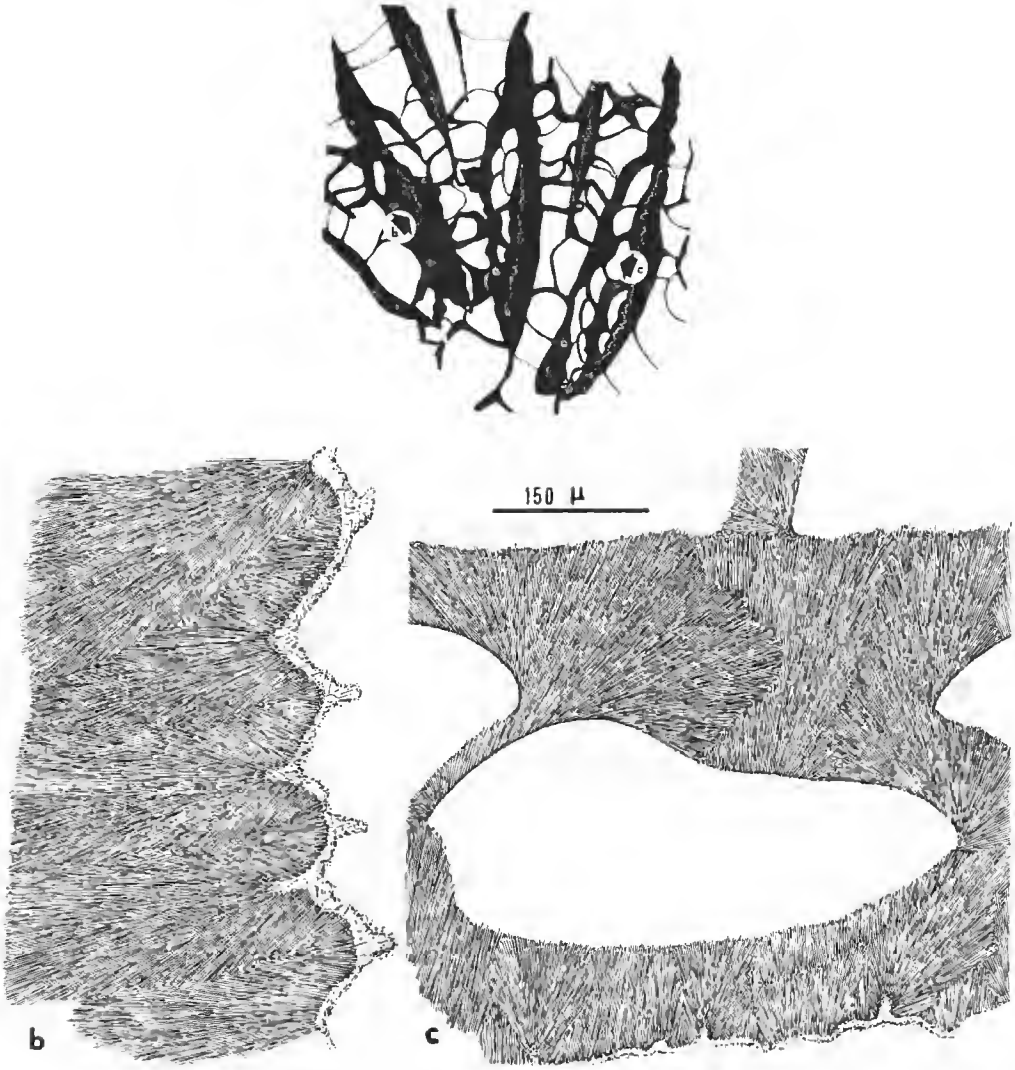


Fig. 2. — *Palaeastraea grandissima* (Frech).
a, Schéma morphologique d'une section transversale. — b, Microstructure septale dans une région où le développement et l'alternance des faisceaux latéraux sont particulièrement caractéristiques. En général, chez cette espèce, la disposition du sclérenchyme est beaucoup moins différenciée. — c, Microstructure d'un pseudo-septe créé par la disposition radiaire des dissépiments.

Ces indentations sont naturellement plus visibles dans la région moyenne des cloisons, où elles sont coupées perpendiculairement par les sections transversales, que vers les bordures axiales et périphériques, où elles le sont de plus en plus obliquement.

Les clichés au microscope à balayage montrent bien la différenciation, sur chaque crête formée par les indentations du plan médio-septal, de faisceaux fibreux très ouverts,

mais jamais complètement circonscrits (pl. II, 6). Il n'y a donc pas de trabécules vraies chez cette forme.

Compte tenu des épaississements exceptionnels signalés ci-dessus, il est assez important de préciser, pour la comparaison avec les autres morphotypes, que l'épaisseur des cloisons réduites à la structure septale propre ne présente rien d'anormal pour des calices de cette taille. Tout au plus peut-elle atteindre 6 à 700 µm comme dans la section figurée en 2 b. Noter que dans ce cas, cette épaisseur ne s'accompagne d'aucun changement microstructural.

Absence de structure thécale : les figurations de Frech et l'examen superficiel du spécimen correspondant pourraient faire croire à l'existence, chez cette forme, d'une structure thécale réelle. L'observation des lames minces montre qu'il n'en est rien. L'origine des limites compactes qui semblent séparer les polypiérites sur le lectotype réside dans une compression qui a brisé les dissépiments périphériques, dont les fragments se sont trouvés ensuite maintenus par la cimentation de la colonie. Cette compression peut même avoir localement entraîné une pénétration mutuelle des bordures distales des appareils septaux de polypiérites voisins.

En réalité, et c'est d'ailleurs apparent sur la partie gauche du spécimen même de Frech, les polypiérites de *Palaeastraea* sont initialement distincts, et aucune structure ne délimite leur bordure périphérique. La notion même de pseudothèque, telle qu'elle est formulée par Küx lors de la création du genre ne semble pas avoir de valeur générale. Même si localement une concentration dissépimentaire peut s'être produite, la grande majorité des polypiérites (et sur la figuration même de Küx) ne présentent pas une telle disposition. Cette concentration apparente est simplement due à ce que, de part et d'autre de la région moyenne des lames septales, les dissépiments sont en opposition. Au niveau où se produit l'inflexion (région moyenne des cloisons qui ont une structure en système divergent symétrique) les dissépiments sont fréquemment coupés tangentiellement et paraissent donc plus épais. Ils n'en sont pas pour autant plus nombreux.

En conclusion, outre les particularités morphologiques nettes qui avaient déterminé la création du genre par Küx, les caractéristiques microstructurales confirment tout à fait la distinction de ce type structural et du genre *Phyllocoenia*, auquel les auteurs reconnaissent une microstructure trabéculaire.

L'existence d'une zone médio-septale plissée sur laquelle se différencient des faisceaux jointifs distingue très nettement *Palaeastraea* de *Phyllocoenia*, mais en même temps lui assigne avec une bonne précision une place à côté des formes simples et dendroïdes chez lesquelles une telle microstructure a déjà été observée.

En outre, la mise en évidence de la nature des épaississements septaux, en établissant la nature « normale » de la structure septale elle-même, facilite l'interprétation des morphotypes observables dans les couches du Zlambach (cf. ci-dessous), ainsi que la différenciation des nombreuses formes placoïdes présentées dans les gisements du Trias de Turquie.

Variabilité de Palaeastraea grandissima *dans les gisements du Salzkammergut*

Les figurations originales de Frech mettent bien en évidence la principale différence morphologique séparant le lectotype de *Palaeastraea grandissima* (Frech) des autres mor-

photypes qui lui sont rapportés. On observe en effet un passage progressif entre les formes à éléments radiaires apparemment très épais et peu nombreux, et des formes dont les cloisons sont minces tandis que leur nombre est largement supérieur à celui qu'on note chez les spécimens précédents.

L'interprétation proposée par Frech, fondée sur l'hypothèse d'un épaississement septal correspond à une vue exacte du phénomène, à la nuance près qu'il ne s'agit pas d'un phénomène affectant les cloisons. Celles-ci ne sont pas plus nombreuses ni épaisses dans un cas que dans l'autre. L'observation de la nature endothécale du phénomène simplifie l'interprétation en conservant dans tous les cas des cloisons identiques.

Lorsque les dissépiments demeurent minces, compte tenu de leur organisation en plans verticaux, ils multiplient le nombre apparent des cloisons. A l'autre extrême, les dissépiments peuvent être très épais et, lorsqu'ils sont en contact avec les septes, ils forment ces éléments radiaires à composition mixte que l'on peut observer sur le lectotype de l'espèce.

On conçoit que cette plus ou moins grande épaisseur des éléments endothécaux est en rapport avec les modalités de croissance de la colonie et des conditions écologiques qui les déterminent, sans qu'une interprétation précise soit possible à partir des thanatocoenoses des couches du Zlambach.

On peut cependant rappeler que des variations d'épaisseur considérables, affectant des structures homologues, ont déjà été observées antérieurement (cf. par exemple *Stylophyllum pygmaeum*, *in* Cuif, 1972 : 233). On en retrouvera également chez *Phyllocoenia incrassata*. Il serait évidemment intéressant de rechercher dans les formations récifales en place, si possible, une éventuelle coïncidence entre ces phénomènes analogues.

Phyllocoenia decussata Reuss, 1854

Bien représentée dans les faunes du Zlambach cette forme a été très correctement décrite du point de vue morphologique par les deux auteurs qui l'ont étudiée successivement. Frech, après Reuss, donne en particulier de bonnes figurations qui permettent de rapporter sans ambiguïté à ce terme spécifique les spécimens provenant du gisement-type. Ce sont des colonies lamellaires, parfois assez épaisses, chez lesquelles on note toujours une grande régularité dans la disposition des polypiérites. Les diamètres de ces derniers, plus faibles que dans l'espèce précédente, n'atteignent que 8 à 10 mm.

Bien que l'état d'abrasion des spécimens ne permettent pas, en règle générale, une observation précise des morphologies externes, l'aspect très régulièrement symétrique des cloisons et la régularité de leur disposition déterminent l'existence, sur la surface calicifère des colonies, de zones circulaires légèrement surélevées par rapport à la dépression calicinale et la bordure périphérique des cloisons. C'est cette disposition qui a incité les auteurs anciens à réunir cette forme avec les types plocoïdes (expliquant ainsi l'attribution générique originale), en admettant la valeur thécale de cette région. L'observation des lames minces montrera qu'il n'en est rien.

Microstructure septale

Les cloisons majeures, de section très régulièrement atténuées vers l'axe et l'extérieur, présentent une microstructure en sclérenchyme fibreux tout à fait typique. Le plan médio-

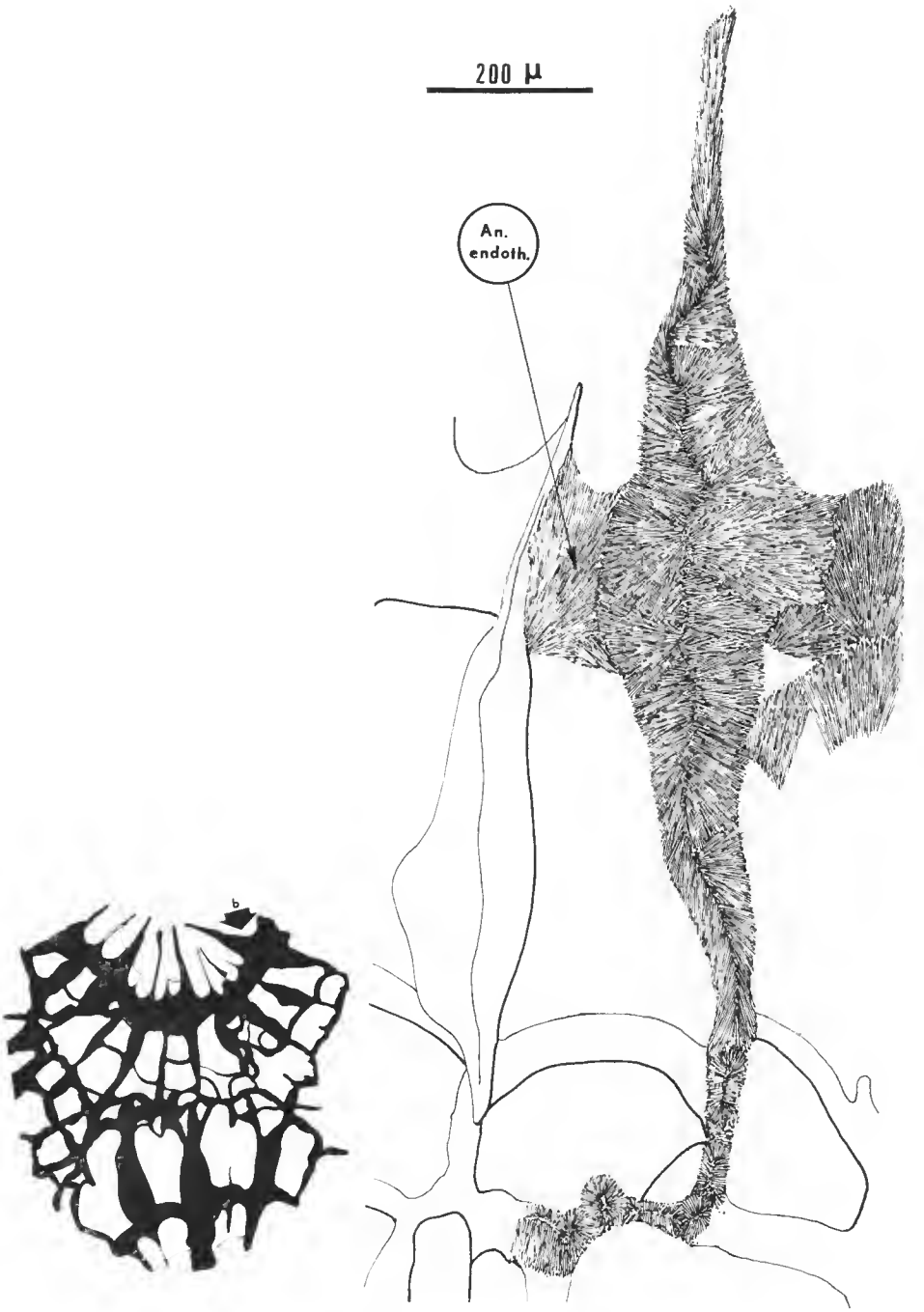


Fig. 3. — *Phyllocoenia decussata* Reuss.
a. Schéma morphologique d'une section transversale. — b, Microstructure d'une cloison. Notez l'existence de faisceaux fibreux plus ou moins ouverts, d'un anneau endothécal dans la région moyenne des cloisons majeures, d'une fine muraille épicostale formée d'éléments centrés.

septal est assez fréquemment rectiligne. La totalité de la cloison est alors constituée de faisceaux aigus de fibres, normaux aux parois latérales dans la région moyenne (la plus épaisse, qui correspond à la zone annulaire signalée ci-dessus), puis progressivement inclinés vers l'axe dans les régions internes, et vers l'extérieur dans la bordure périphérique.

Les cloisons peuvent donc être conçues comme des costo-septes, bien qu'évidemment toute structure trabéculaire en soit complètement absente.

En fait, on observe souvent également une ondulation irrégulière du plan médio-septal, qui détermine dans le sclérenchyme septal des convergences de faisceaux fibreux plus ou moins accentuées et toujours irrégulières (fig. 3 b).

Autres éléments structuraux

De même que pour *Phyllocoenia grandissima*, la structure des cloisons en costo-septes symétriques entraîne la mise en place de **l'endothèque** selon une disposition identique. Les dissépiments inclinés vers l'axe dans les régions internes (septes) s'opposent à ceux qui s'infléchissent vers la périphérie. L'opposition a donc lieu au niveau de la région moyenne des cloisons, là où elles présentent leur épaisseur maximale. Les dissépiments y sont plus horizontaux, donc coupés tangentiellement, et apparaissant de ce fait plus épais. Cette apparence renforce l'hypothèse d'une structure thécale interne.

L'existence d'une **structure thécale vraie**, parfaitement délinie et constante, constitue un caractère très significatif pour l'appréciation des rapports de cette espèce avec les formes voisines.

On constate en effet, de façon tout à fait régulière, l'existence d'une structure continue qui délimite parfaitement chaque polypiérite en s'appuyant sur la bordure interne des cloisons. Cette structure a d'ailleurs un rôle parfaitement symétrique : elle délimite simultanément deux polypiérites voisins. Malgré l'aspect plocoïde superficiel résultant de la zonation annulaire signalée dans la description morphologique (et dont l'explication a été fournie ci-dessus), les colonies de *Phyllocoenia decussata* sont véritablement cérioïdes.

Cette muraille est très mince, ce qui explique qu'elle ne se manifeste pas morphologiquement à la surface des colonies. Paradoxalement, chez cette forme dont la structure septale est peu différenciée, la muraille est formée d'axes verticaux jointifs mais parfaitement délinis. Alors que chez *Cassianastraea*, par exemple, les segments thécaux avaient strictement la même microstructure que les cloisons, la muraille de *Phyllocoenia decussata* montre en sections transversales une organisation en centres de convergence très bien délinis et de petit diamètre : 40 à 60 µ, correspondant à l'épaisseur de la structure thécale elle-même. En coupe longitudinale, ces centres correspondent à des axes continus, analogues, donc, à des trabécules.

Commentaire

De même que pour *P. grandissima*, le classement de cette forme dans le genre *Phyllocoenia* ne peut être maintenu après son analyse structurale.

Mais celle-ci oblige également à séparer les espèces *grandissima* et *decussata*. Bien que leurs microstructures septales ne soient pas extrêmement éloignées l'une de l'autre, la présence de faisceaux bien différenciés, insérés régulièrement sur des crêtes médio-septales

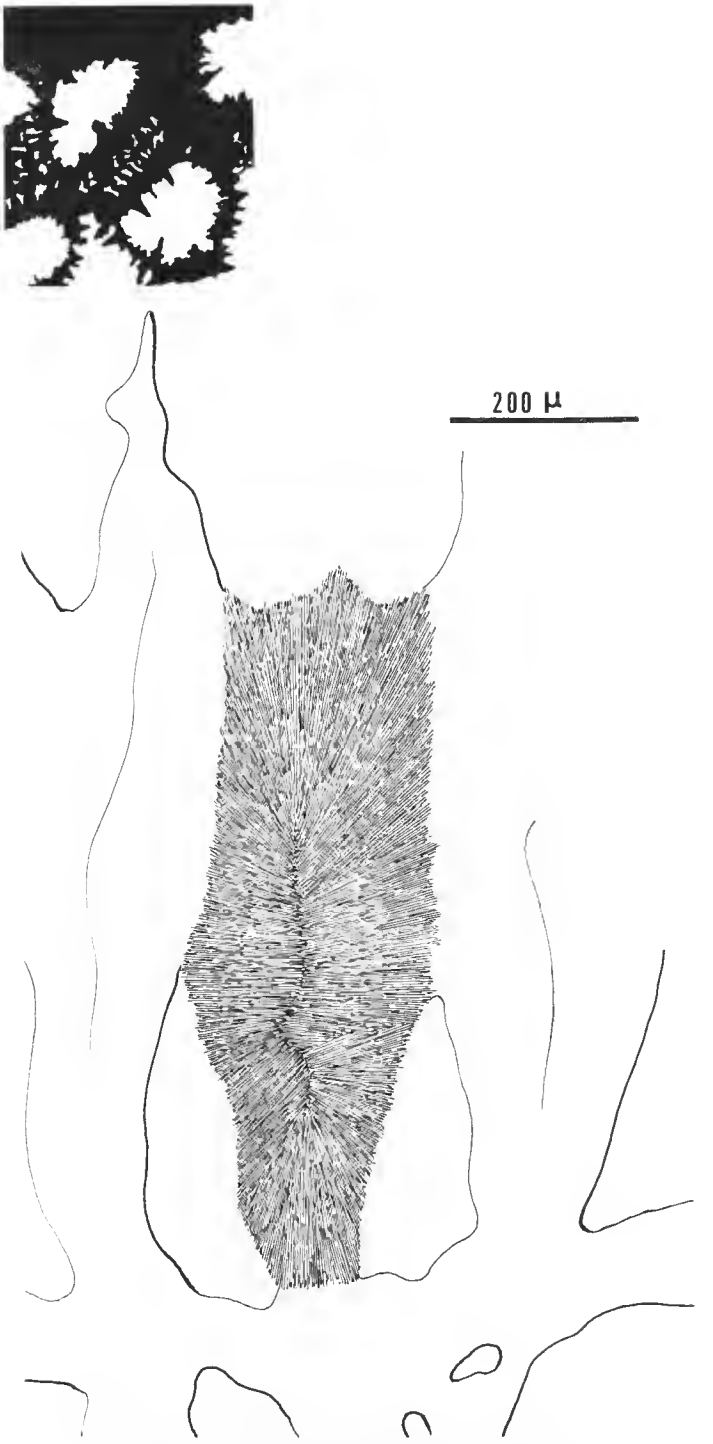


Fig. 4. — *Phyllocoenia incrassata* Frech.
Sclérenchyme septal totalement indifférencié. Dans cette coupe superficielle les cloisons sont encore distinctes. Dans les régions plus profondes des colonies de cette espèce elles sont entièrement en contact latéral, édifiant une stéréozone compacte.

(*P. grandissima*), représente déjà un niveau d'organisation plus élevé que les simples faisceaux irrégulièrement disposés de *P. decussata*.

La comparaison des structures thécales aboutit à une conclusion identique. Chez *P. grandissima*, la muraille est complètement absente. Celle de *P. decussata* est parfaitement individualisée et constante, même si son rôle morphologique est pratiquement nul. Il est donc clair qu'une séparation d'ordre générique s'impose entre ces deux formes.

Phyllocoenia incrassata Frech, 1890

(P. 30, pl. VIII, fig. 1-14)

Les marnes du Zlambach contiennent à Fischerwiese un grand nombre de colonies en lames épaisses, ou nodules plus ou moins ramifiés, porteuses de calices fortement exserts. Ces formes se distinguent en outre par l'aspect compact du polypier. Immédiatement sous la surface calicifère se produit un épaississement des structures septales et endothécales pouvant donner à certaines colonies une structure absolument massive.

Les lames minces pratiquées obliquement par rapport à la surface calicifère des colonies permettent d'observer le passage progressif de l'organisation superficielle, où les cloisons sont bien distinctes, à la stéréozone compacte qui lui est sous-jacente. On constate alors que cette évolution structurale est entièrement d'origine septale. Déjà plus épaisses en surface que chez *P. decussata*, les cloisons de *P. incrassata* (fig. 4) poursuivent rapidement leur croissance latérale qui amène les faces septales en contact, sur toute la largeur des cloisons, 2 ou 3 mm sous la bordure distale des calices.

Le rôle de l'endothèque est secondaire : même si les dissépiments peuvent être renforcés, ils ne font que combler les lacunes de la stéréozone septale.

Il en est de même pour le troisième élément structural composant ces polypiers. La structure thécale est effectivement présente ; on peut l'observer dans la zone superficielle. Elle est dans la même position que celle de *P. decussata*, mais sa structure sphérolitique semble beaucoup moins nettement différenciée. La muraille devient par la suite indiscernable lorsque la stéréozone septale atteint sa compacité maximale.

Ce terme spécifique réunit actuellement des formes dont la variabilité est très importante car le processus d'épaississement des structures peut affecter les colonies durant toute leur existence ou pendant certaines périodes seulement. De même que pour les cas similaires observés précédemment, l'interprétation de ce phénomène ne pourra être envisagée que par un examen des formations récifales en place.

Conclusion

Même en limitant la recherche aux formes homéomorphes du Jurassique, on peut rapidement constater l'existence dans la littérature actuelle de plusieurs termes fondés sur des spécimens dont l'aspect superficiel est très voisin de celui que présentent les deux formes étudiées p. 78 à 82. *Cassianastraea* et *Palaeastraea* présentent en effet une individualité morphologique bien marquée, mais les deux dernières « phyllocoenies » peuvent être confondues de ce point de vue avec plusieurs espèces ultérieures.

Ainsi trouve-t-on chez des genres tels qu'*Adelocoenia*, *Octocoenia* ou même *Pseudocoenia* des types morphologiques voisins de celui de *Phyllocoenia decussata* ou *P. incrassata*. Dans tous ces cas cependant une distinction essentielle impose la séparation d'avec les formes triasiques étudiées ci-dessus. Tous ces genres montrent une structure septale parfaitement trabéculaire et, en outre, une muraille uniquement parathécale (absence de structure thécale propre telle qu'on l'observe chez les deux espèces étudiées ci-dessus).

Nous avons vu que l'utilisation du terme *Phyllocoenia* était impossible, de même que celui de *Palaeastraea* que Kühn a créé pour *Phyllocoenia grandissima*. En effet, chez cette espèce il y a absence complète de structure thécale, tandis qu'une muraille bien individualisée existe chez les deux formes en question.

Pour ces raisons il s'avère donc nécessaire de créer un terme adapté à la désignation de ce type structural.

Proposition taxinomique

KUHNASTRAEA nov. gen.

Espèce-type : *Phyllocoenia decussata* Frech.

Diagnose générique.

Ce terme doit réunir des Madréporaires coloniaux chez lesquels les polypiérites ont une structure septale en sclérenchyme continu peu différencié. Les cloisons sont des costo-septes formés à partir d'un plan médio-septal sensiblement rectiligne, par des faisceaux aigus ou légèrement ouverts, mais sans différenciation d'axe en règle générale.

Par suite, l'ornementation latérale des cloisons est nulle. Les costo-septes sont libres à leur bord interne : il n'y a chez ce genre aucune structure axiale. A leur bord périphérique ils sont réunis par une muraille bien individualisée et constante.

Observations complémentaires

L'existence d'un anneau thécal plus ou moins continu et d'une endothèque dissépimentaire abondante détermine chez ce genre une similitude morphologique générale avec d'autres types structuraux ultérieurs. L'analyse septale permet cependant de le différencier de toutes les formes trabéculaires du Jurassique.

On ne doit cependant pas se dissimuler que l'état très peu avancé de nos connaissances sur les microstructures septales des Madréporaires de cette période (et principalement ceux du Lias) constitue une importante difficulté pour l'appréciation des rapports entre ces types successifs.

Le Trias de Turquie, en révélant à propos de *Palaeastraea* Kühn l'existence de plusieurs types structuraux synchrones parfaitement homéomorphes, prouve au moins que cette évolution ne peut être envisagée sous une forme linéaire simple (cf. formes du Trias de Turquie : p. 84).

Il apparaît enfin, en conclusion de cette révision des genres classés dans la famille des Stylinidae (cf. Diener, 1921), qu'aucun d'eux ne peut y être maintenu, que l'on accepte la définition de Wells ou celle d'Alloiteau. Qui plus est, les types qui y ont été réunis

ne forment pas un ensemble homogène du point de vue microstructural. La discussion des affinités de ces espèces avec les types structuraux précédemment rencontrés conduira, en effet, à dissocier cet ensemble (cf. conclusion générale p. 162).

B. — Le genre *Palaeastraea* Kühn et les formes homéomorphes du Trias de Turquie

Les gisements triasiques de Turquie contiennent de nombreuses colonies massives chez lesquelles on peut observer une totale disparition de la structure thécale, phénomène qui confère à ces spécimens une forte analogie morphologique. En limitant ici la comparaison aux formes dont les calices demeurent bien définis, il apparaît qu'à l'intérieur de ce groupe homogène l'analyse des structures septales est susceptible de fournir les bases d'une différenciation au niveau générique. Le cas des formes pennulaires, présentes dans ce groupe, illustre tout à fait nettement les possibilités d'interprétation qui résultent immédiatement de ce genre d'étude.

Présence du genre **PALAEASTRAEA** en Turquie

L'existence dans le Norien d'Antalya de deux espèces prenant place dans le genre *Palaeastraea* tel qu'il est défini dans les gisements du Trias alpin illustre à nouveau une donnée déjà bien établie : les étroites relations faunistiques existant entre ces régions, pourtant relativement éloignées, du bassin téthysien [cf. par exemple le cas des *Retiophyllia* (Cuif, 1974 : 383 à 391)].

Palaeastraea minima nov. sp.

Cette forme, connue par trois spécimens seulement, se caractérise par le faible diamètre de ses calices et le petit nombre des éléments radiaires qui les forment. Ainsi sur le spécimen-type (pl. IV, 1 et 2), les polypiérites ne mesurent-ils que quatre à cinq millimètres de diamètre maximal, tandis que leur appareil septal ne comporte que 8 à 10 cloisons majeures avec lesquelles alternent irrégulièrement quelques cloisons secondaires souvent extrêmement peu développées.

Les cloisons majeures sont d'ailleurs elles-mêmes très minces, à bordures internes et périphériques très atténuées, parfois aiguës. Elles sont en outre dépourvues de toute ornementation.

Opposée à cette régression de l'appareil septal, l'endothèque de *P. minima* montre un fort développement, bien en accord avec ce qui est observé chez l'espèce-type du genre. Elle consiste exclusivement en dissépiments fortement convexes vers le haut, répartis uniformément, constituant entre les bordures distales des cloisons des calices adjacents une périthèque abondante (pl. IV, 3).

Contrairement à la disposition développée de façon si caractéristique chez l'espèce-type du genre, on n'observe pas ici d'épaississement des cloisons par adjonction de sclérenchyme endothécal.

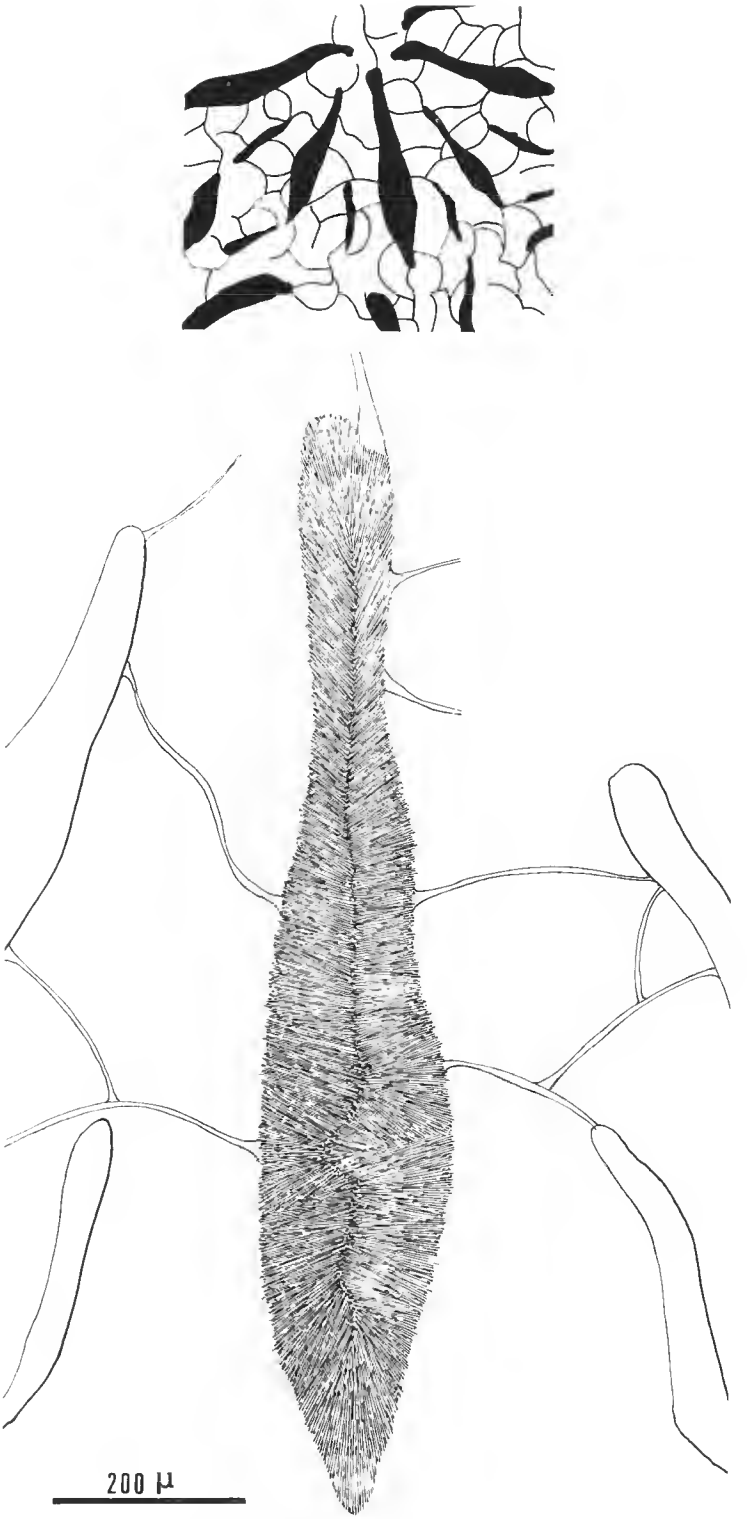


Fig. 5. — *Palaeastraea minima* nov. sp.
Notez la totale indifférenciation du sclérenchyme septal.

Par contre, tout comme chez *Palaeastraea grandissima*, la structure thécale de *P. minima* est totalement absente. Les bordures périphériques des cloisons sont entièrement libres entre elles, et aucune disposition particulière de l'endothèque ne suggère l'existence d'une muraille parathécale (on se souvient qu'une telle structure n'existe pas non plus chez l'espèce-type, malgré la figuration de Frech).

Microstructure septale

Les cloisons sont édifiées par un sclérenchyme fibreux continu très peu différencié. Le plan médio-septal est sensiblement rectiligne, ne montrant un début d'ondulation que dans la région d'épaisseur maximale des septes où, corrélativement, on peut observer le développement de faisceaux fibreux plus ou moins nettement différenciés (fig. 5). Il n'y a cependant jamais formation d'axes latéraux, ce qui explique le total défaut d'ornementation des éléments radiaires de cette espèce.

Position de ce type structural dans le genre Palaeastraea

La principale différence observable entre cette espèce et *Palaeastraea grandissima* concerne la microstructure septale et, en particulier, le degré de différenciation des faisceaux fibreux. Chez *Palaestraea grandissima*, ils sont bien individualisés et, parfois même, disposés avec une régularité remarquable. Dans l'espèce qui vient d'être décrite, au contraire, ils sont toujours très peu accentués, et parfois même absents.

Deux remarques suggèrent que cette différence n'entraîne pas nécessairement du point de vue taxinomique, une séparation d'ordre générique (au moins dans l'état actuel de cette recherche systématique).

Nous avons vu que la variabilité morphologique de *Palaeastraea grandissima* est considérable. Le degré de différenciation des faisceaux fibreux septaux l'est également, à l'intérieur même des cloisons d'une colonie donnée. Les spécimens provenant du gisement du Donnerkogel, par exemple, présentent des faisceaux nettement moins accentués que ceux de Fischerwiese.

D'un point de vue plus relatif, l'importance des différences microstructurales que l'analyse met en évidence au sein du groupe de formes homéomorphes étudiées dans ce chapitre incite à ne pas subdiviser prématurément les sous-ensembles qu'il est possible d'y délimiter. Ainsi il importe plus, pour l'instant, de donner toute sa valeur à l'opposition entre la microstructure septale d'un genre *Palaeastraea* s.l. et celles des autres termes qui vont être décrits, que de rechercher une subdivision plus approfondie qui risquerait de masquer le sens de ces différences, et peut-être d'en empêcher l'interprétation.

Palaeastraea granulata nov. sp.

Illustrant cette conception « extensive » du genre *Palaeastraea*, le type structural qui est présenté ici sous ce terme constitue en quelque sorte le symétrique de l'espèce précédente, par rapport à l'espèce-type, *P. grandissima*. Ici, en effet, la différenciation des faisceaux fibreux centrés sur le plan médio-septal atteint un tel degré qu'elle se traduit par l'existence constante d'une granulation des faces latérales, toujours bien observable en lame mince.

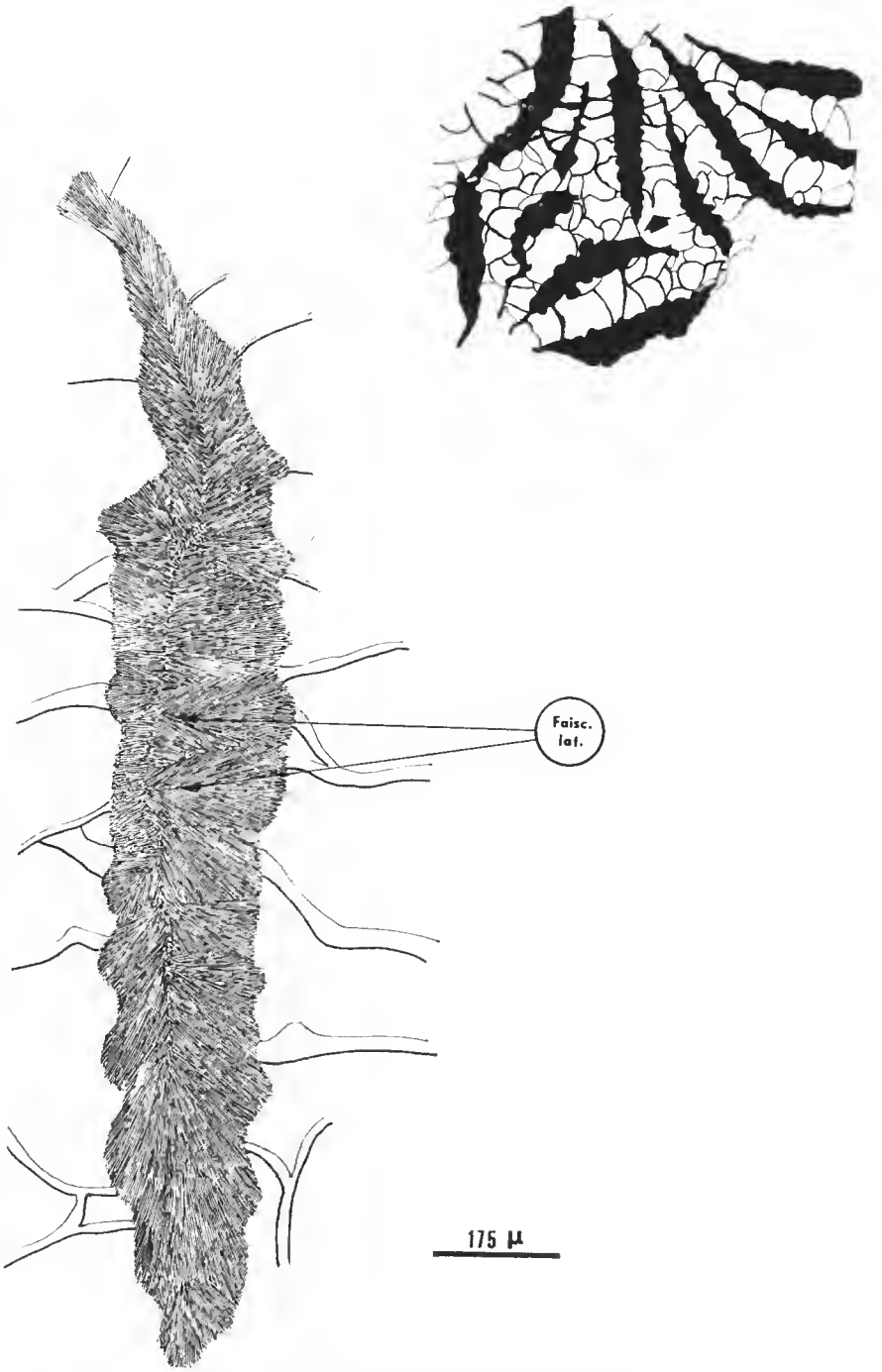


Fig. 6. — *Palaeastraea granulata* n. sp.
Chez cette espèce, le développement des faisceaux fibreux est très régulier. Il détermine l'existence de l'ornementation septale.

Morphologie

Il s'agit de petites colonies dont les calices généralement elliptiques (diamètre maximal : 7-8 mm) sont parfaitement jointifs mais cependant dépourvus de toute délimitation périphérique : il y a absence complète et constante de structure thécale.

Les cloisons, en nombre relativement réduit (14 à 16), sont fortes et parfaitement compactes, rectilignes, parfois arquées ou légèrement sigmoïdes mais jamais très flexueuses. Leurs bords interne et externe sont symétriquement atténués ce qui, compte tenu de la disposition régulière de ces éléments radiaires, donne aux sections transversales de cette forme un aspect bien caractéristique.

Chez cette forme, l'endothèque est extrêmement bien développée, sous forme de dissépiments vésiculeux généralement très bombés mais, rappelons-le à nouveau, sans qu'un arrangement particulier puisse suggérer l'existence d'une muraille parathécale.

De même les bords internes demeurent toujours libres entre eux, l'espèce étant constamment dépourvue d'organe axial.

Microstructure septale

Les éléments radiaires sont des costo-septes très régulièrement symétriques, édifiés par des faisceaux fibreux bien différenciés, insérés sur un plan médio-septal rectiligne, ou peu ondulé.

Dans la région moyenne des cloisons, où l'orientation de ces faisceaux est perpendiculaire au plan médio-septal, on observe très nettement leur parfaite différenciation et leur rapport avec les granules sphériques plus ou moins proéminents qui sont présents sur les faces latérales (fig. 6).

Dans les bordures internes et externes, les faisceaux de fibres sont fortement obliques sur le plan médio-septal et leur individualité apparaît moins nettement. Leur existence est cependant rendue évidente par le développement persistant jusqu'aux extrémités internes et périphériques de l'ornementation granulaire.

Discussion

Cette ornementation septale justifie l'expression employée ci-dessus à propos de *P. granulata*, qui se trouve bien représenter du point de vue microstructural le « symétrique » de *P. minima* par rapport à *P. grandissima*.

Chez cette dernière, les septes sont dépourvus d'ornementation corrélativement à l'absence complète de faisceaux fibreux différenciés dans le sclérenchyme septal. Chez l'espèce-type du genre (*P. grandissima*), la différenciation plus ou moins nette de ces faisceaux détermine celle d'inflexions sur les parois latérales, inflexions ne prenant généralement pas grande importance. Chez *P. granulata*, la présence de ces faisceaux est constante et leur développement détermine les granules visibles morphologiquement.

Dans un système de classification fondée sur une utilisation exclusive des caractères morphoscopiques (même très fins) deux formes telles que *P. minima* et *P. granulata* seraient sans aucun doute placées dans deux genres différents. Une telle solution aurait l'inconvénient de masquer l'indice d'affinité fondamental que représente la possession dans ces deux cas d'un plan médio-septal parfaitement continu et une structure septale en système diver-

gent symétrique. La présence de ces granules très accentués chez *P. granulata* pourrait même suggérer la présence de trabécules différenciées alors qu'aucun centre distinct n'est jamais présent chez cette forme.

La solution qui est préconisée ici rappelle des observations tout à fait équivalentes réalisées à propos du terme générique *Volzeia* Cuif, 1966 (cf. Cuif, 1974 : 384). Dans ce genre un domaine très large de variation microstructurale était décelé chez les formes classées dans l'espèce-type. On observait, en effet, des formes à microstructure septale parfaitement indifférenciée et d'autres chez lesquelles la présence de faisceaux bien formés déterminait l'existence de granules importants. Le caractère de continuité entre ces formes était alors donné de façon absolue par le fait que ces divers états pouvaient se rencontrer au cours de la croissance d'un même spécimen.

Ainsi, le classement dans le même terme générique des trois termes *grandissima*, *minima* et *granulata* paraît-il de nature à mieux rendre compte de la similitude microstructurale fondamentale de ces trois formes, et plus important encore, de mettre en évidence leur unité vis-à-vis des nombreuses autres formes homéomorphes contenues dans les gisements de Turquie.

Formes homéomorphes à microstructure septale trabéculaire

Les deux types structuraux qui vont être décrits édifient des colonies remarquablement homéomorphes de *Palaeastraea*. Comme chez les espèces de ce genre, en effet, les polypiérites sont complètement dépourvus de structure thécale propre, tout en demeurant jointifs, sans intercalation de coenenchyme. En outre, la taille des calices, le nombre et l'aspect relativement comparables de leurs cloisons constituent autant d'éléments qui placent ces deux formes dans le proche voisinage morphologique du genre précédent.

L'analyse microstructurale établit cependant avec lui une différence fondamentale par la présence chez ces deux formes de trabécules parfaitement centrées, en même temps qu'elle les distingue entre elles par les caractères très nettement accusés de leur ornementation.

Type à ornementation granulaire : *Ampakabastraea* Alloiteau, 1958 : 84

Ampakabastraea nodosa nov. sp.

Sous ce terme sont réunies des colonies dont les caractères morphologiques sont identiques à ceux des formes précédentes (et surtout la dernière d'entre elles : *P. granulata*). Elles présentent des polypiérites de faible diamètre (7-8 mm), jointifs mais dépourvus de structure thécale, dépourvus également de structure axiale. L'endothèque par contre y est abondante, uniformément répartie entre des éléments radiaires compacts, assez fortement élargis à leurs bords périphériques (pl. V, 1).

Microstructure septale

Les cloisons sont édifiées par des trabécules parfaitement centrées, pratiquement verticales dans les deux tiers les plus périphériques des septes. Elles émettent latéralement,

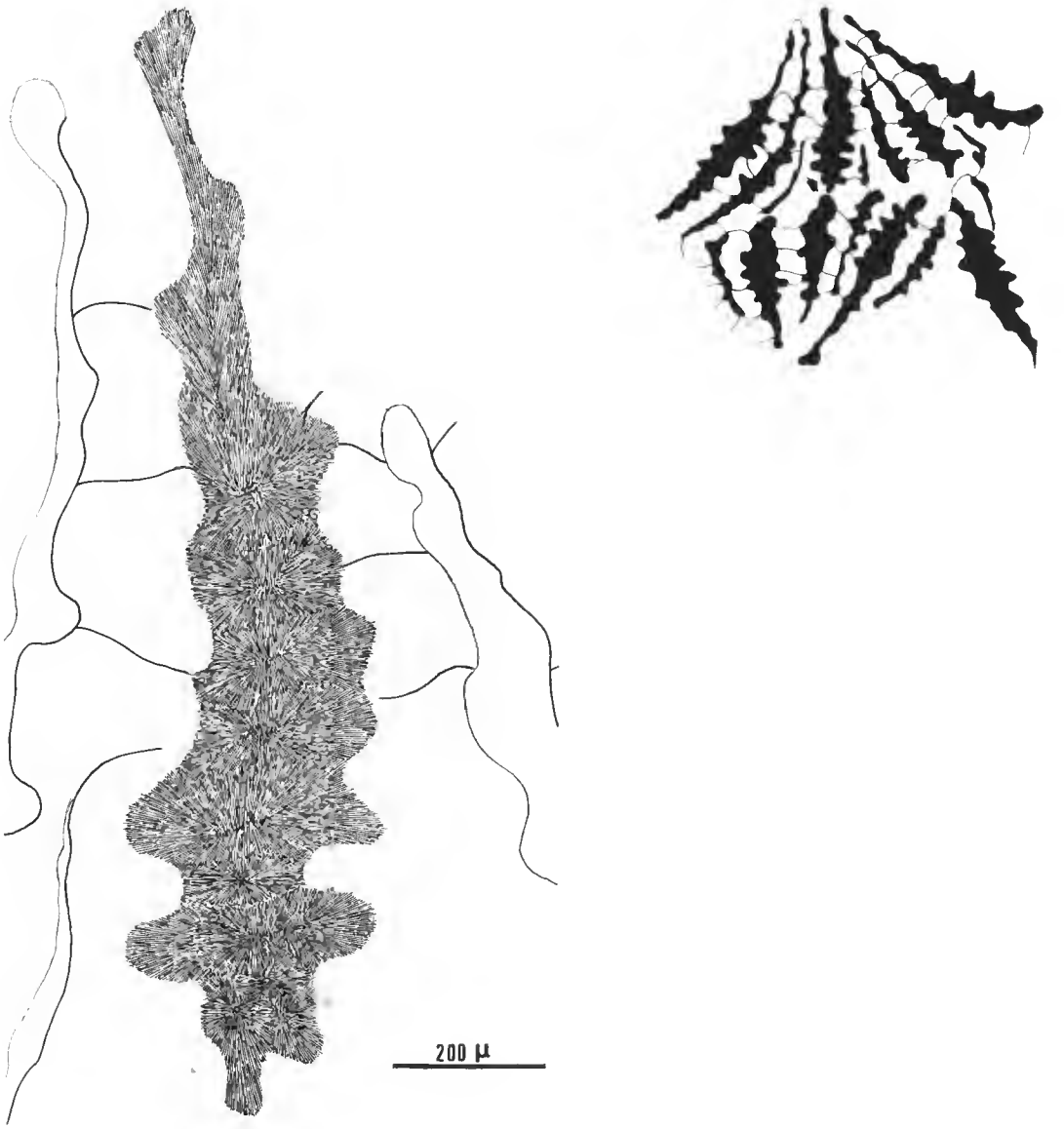


Fig. 7. — *Ampakabastraea nodosa* nov. sp.
Notez la miscrostructure en trabécules parfaitement centrées et l'ornementation granulaire extrêmement développée. Absenee complète de structure thécale.

de façon assez régulièrement symétrique, de très forts granules arrondis qui donnent aux cloisons de cette espèce leur aspect noduleux extrêmement caractéristique (fig. 7).

Attribution générique

Lors de la création du genre *Ampakabastraea* Alloiteau, 1958, l'auteur a très nettement mis en évidence les particularités morphologiques de l'espèce-type et les caractéristiques microstructurales qui correspondent exactement à celles de l'espèce décrite ci-dessus.

Ainsi peut-on noter :

— Pour la morphologie :

« Polypier colonial massif, cérioïde sub-thamnastérioïde. Accroissement des colonies par gemmation intra- et extracalicinale produisant seulement des calices isolés. Pas de séries calicinales, même courtes... Calices superficiels unis directement par la jonction imparfaite des régions costales, sans interposition de périthèque. »

La gêne causée par l'absence de terme propre pour la désignation de ce type morphologique est très sensible dans cette diagnose. Les termes cérioïdes et thamnastérioïdes sont en effet également impropres l'un et l'autre, puisque, comme le note très justement Alloiteau, les bords périphériques des cloisons relatives à des calices voisins demeurent toujours libres entre eux, sans formation de lame biseptale (la thèque étant cependant complètement absente).

Morphologiquement, au nombre d'éléments radiaires près, il y a donc identité de cette forme avec celles du genre *Palaeastraea*.

— Pour la microstructure (Alloiteau, p. 83) :

« Les éléments radiaires sont des costo-septes compacts ni thamnastérioïdes, ni même pour la plupart sub-confluents... leurs faces latérales portent des granules spinuleux gros et courts qui ne produisent ni carène ni filet caréné... ils sont constitués de grosses trabécules simples, disposées en un seul système divergent »,

Cette disposition est exactement celle de l'espèce en question ici, aux différences suivantes près.

Chez l'espèce-type du genre, la morphologie des calices est nettement différente : ils sont beaucoup plus grands et leurs éléments radiaires bien plus nombreux (35-40). Alloiteau a noté en outre l'existence d'une structure axiale lamellaire plus ou moins développée (et en fait elle apparaît très peu sur les figurations), mais elle est toujours absente sur les spécimens de l'Alakir Cay.

Enfin Alloiteau signale chez *A. ampakabensis* l'existence de synapticules qui sont également absents ici.

Bien que ce genre et son unique espèce aient été érigés sur un seul spécimen, la nature de ces différences incite donc à en séparer les spécimens issus des gisements de Turquie en leur attribuant un terme spécifique propre, *A. nodosa*, en égard au très fort développement de l'ornementation granulaire qu'on peut y observer.

Commentaires

Le genre *Ampakabastraea* n'était jusqu'ici connu que du Bathonien de Madagascar. Sa mise en évidence dans des formations noriennes constitue donc un intéressant exemple de continuité d'un type structural sur une période chronologique importante. En outre, on doit noter que les faunes malgaches et turques dans lesquelles sont contenus les spécimens en question représentent des peuplements s'étant succédés à la périphérie de la plate-forme arabo-africaine, c'est-à-dire qu'il existe entre elles une continuité géographique qui accroît encore la probabilité d'un rapport réel entre les deux formes en question.

Dans cette hypothèse, l'existence chez *A. ampakabensis* d'éléments structuraux supplémentaires tels que les synapticules ou la columelle lamellaire signalés par J. Alloiteau peuvent ne représenter que des éléments évolutifs, différenciés à partir de la forme triasique, structuralement plus simple (le très fort développement des granules latéraux chez *A. nodosa* étant cependant tout à fait en rapport avec le schéma évolutif qui est suggéré ici).

Types homéomorphes à ornementation latérale pennulaire

L'ensemble homéomorphe analysé dans ce chapitre contient également des colonies dont les polypiérites présentent des caractéristiques maintenant bien connues (désignées sous le nom de cérioïde-athécal), mais également une microstructure septale trabéculaire. Comme *Ampakabastraea*, ces formes ne peuvent donc prendre place dans le genre *Palaeastraea* tel qu'il est maintenant défini du point de vue microstructural.

On constate également que ces spécimens possèdent sur les faces latérales de leurs cloisons une ornementation extrêmement bien différenciée de ménianes continues, insérées de façon plus ou moins régulièrement alterne. Ils ne peuvent donc non plus être classés dans le genre *Ampakabastraea*, dont la caractéristique est de posséder une ornementation granulaire.

Proposition taxinomique

Pour désigner ce type structural qui n'a jusqu'ici été isolé ni dans les gisements triasiques classiques, ni dans les faunes du Jurassique, un terme nouveau est donc nécessaire. Il est proposé de nommer *Karatchastraea karatchensis* nov. gen., nov. sp., les polypiers répondant à la diagnose suivante :

Karatchastraea nov. gen. : Colonies de type cérioïde athécal (polypiérites jointifs mais dépourvus de toute structure thécale).

Les cloisons sont édifiées par des trabécules parfaitement centrées, jointives, verticales ou subverticales dans les deux tiers périphériques et infléchies axialement dans le tiers interne (structure en système faiblement divergent, dissymétrique).

L'ornementation latérale est formée de ménianes produites par l'émission synchrone d'axes courts latéraux issus des trabécules. Corrélativement à l'inflexion des trabécules, ces ménianes s'inclinent vers le bas dans le tiers interne des cloisons.

Espèce-type du genre : *K. karatchensis* nov. sp.

Fig. 8. — *Karatchastraea karatchensis* nov. gen. nov. sp.
Chez cette forme homéomorphe des précédentes, l'ornementation latérale est formée de méniances parfaitement caractérisées. Notez également la microstructure trabéculaire des éléments radiaires.

Diamètre moyen des calices : 8-9 mm. Cloisons rectilignes au nombre de 34-40 par calice bien développé. Endothèque très régulièrement répartie.

Absence de toute structure axiale et d'élément synapticulaire.

Commentaires

La très nette différenciation de cette forme par rapport aux types examinés dans ce chapitre lui conférerait une position isolée et relativement inexplicable si les observations précédentes (Cuif, 1972 et 1974) n'avaient établi l'existence d'un ensemble morphologique très complet de formes possédant une microstructure septale de ce type.

Ainsi, à partir du genre *Tropiastraea* Cuif, 1967 (défini lui-même à la suite d'une révision de *Toechastraea*), qui est une forme parfaitement cérioïde, le chapitre consacré à l'étude des structures pennulaires a permis de mettre en évidence une série comprenant un type solitaire (*Tropiphyllum*), dendroïde (*Tropidendron*) ainsi qu'une forme thamnastérioïde (*Thamnotropis*). Tous ces genres possèdent une microstructure septale en trabécules parfaites, verticales, associée à la présence de ménianes continues édifiées par des axes courts latéraux, détachés de façon synchrone dans l'espace interseptal.

On constate alors que le genre *Karatchastraea* tel qu'il vient d'être défini, bien loin d'apparaître comme une forme isolée, prend naturellement place dans cet ensemble par tous les caractères de sa microstructure septale.

D'un point de vue général, l'existence d'une série aussi complète et régulière de types morphologiques édifiés avec la même microstructure septale peut difficilement se concevoir comme le résultat d'une convergence entre formes situées sur des lignées phylétiques différentes. Cette série suggère au contraire que sur un plan septal déterminé peut se produire une différenciation morphologique rapide faisant apparaître ces divers types en un temps relativement court : tous ceux-ci se répartissent en effet entre le Carnien des Dolomites et le Norien inférieur de Turquie.

Naturellement, les données actuelles sont encore beaucoup trop fragmentaires pour qu'il soit possible d'avancer des hypothèses concernant les modalités précises de cette évolution, aussi bien géographiquement que chronologiquement. Ceci ne sera possible que lorsque l'analyse au niveau spécifique pourra être faite.

L'idée générale formulée ci-dessus, étant d'ailleurs renforcée par les séries plus ou moins complètes correspondant aux autres types microstructuraux, semble cependant devoir fournir dès maintenant une base d'analyse relativement utilisable.

C. — Le genre *Stylina*

Le troisième représentant triasique de la famille des Stylinidae selon Diener, 1921 (repris par Wells dans son tableau phylétique de 1956 : F 363), est le genre *Stylina* lui-même, ne comportant d'ailleurs qu'une seule espèce pour le Trias : *S. norica* (une fois exclue *Stylina reussi* Laube, 1865, qui, nous l'avons vu, correspond au *Cassianastraea* Volz révisé ci-dessus).

L'original de cette espèce se trouve conservé à la Bayerische Staatsammlung de Munich sous le numéro As XII 31.

Il s'agit d'une plaque épaisse ayant été fortement usée après la figuration qu'en donne FRECH (pl. XI, fig. 1 A-1 B), car le nombre des calices observables est maintenant très réduit. Par ailleurs le traitement qu'a subi cet holotype ne s'est pas avéré bien utile car son état de conservation est très défectueux.

Néanmoins, les figurations de FRECH (surtout la figure 1 A) et l'examen de l'holotype montrent qu'il ne peut s'agir d'un représentant du genre *Stylina*. La périthèque vésiculeuse et costulée caractéristique de ce genre n'existe pas ici. Il s'agit en fait d'une colonie thamnastérioïde dont les centres calicinaux sont déprimés selon une disposition fréquemment observable chez d'autres formes triasiques (cf. ci-dessous), et présentent en outre une columelle axiale styliforme, telle qu'il en existe occasionnellement, chez la *Thamnasteria norica* par exemple.

Le genre *Stylina* proprement dit, dont cette forme constituait jusqu'ici le seul représentant connu, est donc absent dans les faunes triasiques actuellement identifiées.

CONCLUSION

Absence de Stylinidae triasiques
Rapports et différences des types microstructuraux étudiés

Compte tenu des données microstructurales établies dans ce chapitre, les trois genres successivement révisés ci-dessus doivent être classés ailleurs que dans les Stylinidae, famille qui ne serait donc pas différenciée dès le Trias.

Cette nouvelle illustration du caractère défectueux des subdivisions actuellement admises complète et renforce les conclusions issues des précédentes études qui avaient établi l'hétérogénéité d'ensembles tels que les Stylophyllidae (CUIF, 1972) ou celle de grands genres tels que *Montlivaltia* ou *Thecosmilia* (CUIF, 1974). De telles conclusions rendent évidemment caduques les tentatives de reconstitution phylétique établie à partir de ces taxons.

L'aspect négatif de cette conclusion est immédiatement compensé par l'examen des rapports que les données microstructurales permettent d'établir entre formes maintenues jusque-là éloignées. La série morphologique qui vient d'être établie à propos des types à microstructure septale trabéculaire et ornementation latérale cariniforme (série *Tropiastraea*) en fournit un premier exemple.

L'étude des ex-Stylinidae triasiques le confirme immédiatement, car les deux genres révisés ci-dessus (*Cassianastraea* et *Palaeastraea*) appartiennent visiblement, par leur caractères microstructuraux, à des groupes déjà définis.

Affinités de Cassianastraea reussi.

Rappelons que ce genre cérioïde présente deux caractéristiques essentielles : une microstructure septale totalement indifférenciée ; une thèque fibreuse à faisceaux radiaires, dans laquelle s'insèrent les cloisons.

Le rapprochement de ces caractères avec ceux du genre *Volzeia* a déjà été suggéré, conclusion renforcée par les similitudes observables dans les modalités de différenciation des cloisons.

Position des genres Palaeastraea *et* Kuhnastraea

Les microstructures septales des formes classées dans ces deux genres présentent, comme je l'ai déjà signalé (p. 86), un assez large éventail de variations qu'il semble toutefois prématuré de subdiviser.

Le caractère commun de ces polypiers est de présenter des éléments radiaires en costo-septes symétriques, pourvus d'un plan médio-septal continu à partir duquel se différencient plus ou moins nettement des faisceaux fibreux à orientation tangentielle.

Ces caractéristiques microstructurales s'avèrent très proches de celles qui ont été précédemment relevées à propos du genre *Retiophyllia* Cuif, 1966. Si l'espèce-type de ce genre présente avec les formes ci-dessus une apparente différence, celle-ci tient au caractère dissymétrique des costo-septes qui constituent l'appareil septal de *R. fenestrata*. Or l'étude des gisements de Turquie, en mettant en évidence un ensemble complexe de formes à classer dans le genre *Retiophyllia*, montre aussi que la morphologie septale peut y présenter de très larges variations. J'ai pu décrire alors un certain nombre de types, non définis du point de vue formel, mais bien connus du point de vue microstructural. La comparaison de ces figures (et tout particulièrement la figure 40 b) avec la figure 3 de la présente étude (*Kuhnastraea*) montre bien le rapport qui existe entre ces *Retiophyllia* s.l. et les genres que nous venons d'étudier.

Avec *Palaeastraea*, et abstraction faite de la morphologie septale, seul le degré de différenciation des faisceaux fibreux, et corrélativement la plus ou moins grande régularité de leur insertion, établissent une différence significative. Rappelons que dans ce genre (tel qu'il est défini ci-dessus) les faisceaux peuvent être quasi absents (*P. minima*), ou régulièrement présents (*P. granulata*). *P. grandissima* occupe de ce point de vue une position moyenne puisque l'insertion régulière des faisceaux n'y est qu'occasionnelle.

L'ensemble microstructural préconisé ici par la réunion des types affines du genre *Volzeia* (formes phacéloïdes et dendroïdes), des formes cérioïdes telles que *Kuhnastraea*, ou cérioïdes athécales comme *Palaeastraea* offre évidemment des contours nettement moins bien définis que la série de formes gravitant autour de *Tropiastraea*. L'étude de certains types structuraux à tendances méandroïdes et des diverses formes du genre *Toechastrea* Volz, 1896, emend., en lui apportant des compléments, suggère que ce rapprochement n'est cependant pas dépourvu de signification.

II. LES ASTRAEOIDA TRIASIQUES CÉRIO-MÉANDROÏDES

Les deux plus récents traités de systématique des Madréporaires fossiles divergent profondément sur la dénomination, les limites et le contenu des taxons réunissant aux genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia* précédemment étudiés (Cuif, 1974) les formes cério-méandroïdes centrées autour du genre *Isastraea*. Ce terme est pourtant un des plus importants dans la littérature consacrée aux Madréporaires triasiques puisque Diener (1921) lui conserve 34 espèces (le genre ayant été utilisé pour un nombre plus grand encore : 39).

On adjoint au genre *Isastraea* plusieurs autres termes de moindre importance, dont les positions relatives dans la systématique ont également connu de profonds changements au cours des classifications successives. Cet état de chose rend plus que jamais nécessaire le processus qui a été suivi jusqu'ici. Les termes génériques étudiés sont donc présentés dans un ordre correspondant plus ou moins à leur importance dans la classification actuelle, mais sans que cet ordre des genres préjuge en rien des subdivisions qui seront adoptées à la suite de leur analyse.

Cette remarque vaut également pour le terme *Toechastraea* Volz, 1896, qui sera étudié à la suite de ces Isastrées s.l. La diagnose de ce terme générique a en effet beaucoup évolué à la suite de l'établissement du caractère hétérogène de l'échantillonnage initial de Volz. C'est à la suite de l'étude de ces formes cérioïdes que la recherche de ses affinités sera le plus favorable (cf. p. 148).

A. — Isastrées triasiques et formes voisines

Cet ensemble très vaste est longtemps demeuré le plus confus de tous ceux qu'on établit classiquement chez les Madréporaires, et l'idée que ces termes désignaient plutôt des types morphologiques que de véritables taxons a été exprimée de longue date (Reiss, 1889).

Ce n'est cependant que très récemment qu'un considérable travail de clarification a été réalisé par J. Alloiteau (1957) dans plusieurs chapitres très détaillés où cet auteur formule des diagnoses précises, à partir des spécimens originaux, tout en apportant une grande attention aux caractères de l'ornementation fine et des microstructures septales.

Ainsi, pendant que s'établissait la classification des Madréporaires triasiques, les auteurs ont utilisé des diagnoses limitées aux caractères superficiels, et les conséquences en sont très visibles dans le recensement effectué par Diener (1921). Toutes les espèces examinées successivement par plusieurs auteurs passent d'un genre à l'autre sans que pour autant leur connaissance précise s'en trouve améliorée.

Une fois de plus s'imposent donc les principes qui ont été appliqués jusqu'ici aussi bien dans la recherche des caractères structuraux des faunes classiques des Alpes que dans les comparaisons avec celles des gisements de Turquie.

Pour le genre *Isastraea* Edw. et H., 1851, la définition qui sera utilisée ici dans les discussions ultérieures est celle qu'a pu fournir M. Pelletier (1950 : 160-162), en se fondant sur l'holotype de Heidenheim décrit par Goldfuss : *Astraea helianthoides*.

« Les caractères du génotype montrent que le genre *Isastraea* doit réunir toutes les espèces cérioïdes dont les septes compacts ont sur leurs faces latérales des carènes se terminant au bord supérieur par des dents régulières, dont la muraille parathécale est généralement imparfaite, dont la columelle est nulle ou pariétale faible, dont l'endothèque est ordinairement bien développée, et enfin dont la microstructure septale est caractérisé au niveau des carènes par un ou deux rangs de centres de calcification alignés perpendiculairement au plan septal. »

Très fréquemment associés dans les synonymies avec *Isastraea* par les anciens auteurs, les termes *Latomaeandraea* et *Meandrina* sont maintenant utilisés avec les acceptions suivantes :

— *Latomaeandraea* (Alloiteau, 1957 : 249) :

« Ce genre se rapporte à un polypier phacéloïde, jamais massif mais très polymorphe.

Polypiérites isolés ou associés en branches dont les sommets s'alignent souvent dans un plan horizontal... Multiplication par bourgeonnement intracalicinal marginal et généralement linéaire.

Les éléments radiaires sont des costo-septes pourvus d'une ligne de divergence, traversés de pores épars et peu nombreux...

Les faces latérales des septes portent de nombreux granules qui naissent à la base de chacun des sclérodermites, prennent un plus ou moins grand développement ou évoluent en synapticules.

Pas de columelle. »

Observation : Les spécimens étudiés par J. Alloiteau pour l'établissement de cette diagnose étant entièrement silicifiés, cet auteur n'a pu obtenir d'indication microstructurale précise. Les particularités morphologiques très accusées des spécimens ainsi décrits sont suffisantes cependant pour en exclure les genres triasiques qui y ont été placés. Il s'agit toujours en effet de formes massives.

— Quant au genre *Maeandrina* Lmk., 1801 (p. 372), qui a également fait l'objet d'une mise au point de la part de J. Alloiteau (1957 : 166 et 243-244), l'essentiel de sa diagnose est le suivant :

« Polypiérites disposés en séries plus ou moins rectilignes, unies par une muraille mince généralement parathécale. Pas de périthèque ni d'amblulacre entre les séries calicinales.

Éléments radiaires : costo-septes entièrement compacts... Leurs faces latérales paraissent glabres dans les régions distales et finement granulées dans leurs parties inférieures... La columelle est une petite lame plus ou moins contournée, épaissie en son milieu.

Dans une même série il existe au fond de la vallée plusieurs éléments columellaires reliés entre eux par des éléments lamellaires minces qui représentent des septes de vallée.

Microstructure : les centres de calcification apparaissent sous forme de points sombres très rapprochés, souvent confondus et disposés en une seule ligne dans la région médiane. Les fibrocristaux sont sub-parallèles et presque perpendiculaires aux faces latérales. »

Genre **ISASTRAEA**

Formes du Trias des Dolomites

Les trois termes génériques ainsi définis furent très fréquemment utilisés par les tout premiers auteurs qui décrivirent les Madréporaires triasiques et, de fait, les termes spécifiques

qu'ils créèrent alors désignent les plus importants composants cérioïdes (plus ou moins méandroïdes) de la faune alpine. C'est donc par l'examen des principales espèces de ces genres que doit commencer ce chapitre.

Le terme *Astraea venusta* Münster, 1839 (p. 38, pl. II, fig. 17), étant complètement tombé en désuétude, c'est à Klipstein que l'on doit les premières déterminations des formes cérioméandroïdes ayant subsisté dans la littérature. Bien qu'un seul terme générique ait été utilisé par cet auteur, deux types y étaient déjà distingués : *Meandrina brouni* et *Meandrina labyrinthica*.

Sous ces termes Klipstein décrit et figure deux colonies fortement méandroïdes, nettement distinctes l'une de l'autre par la largeur de leurs calices qui varie du simple au double (la longueur des séries calicinales étant assez comparable dans les deux cas).

Le type à séries calicinales étroites, *Meandrina labyrinthica*, devait être successivement reconnu par Laube (p. 260) qui le classe dans le genre *Latomaeandra*, puis par Frech *in* Volz, qui le classe dans le genre *Isastraea* (exemple typique de transfert générique signalé ci-dessus).

L'examen des figurations fournies par ces deux auteurs permet d'observer la bonne continuité qui existe dans la conception de cette espèce, au moins morphologiquement. Il s'agit toujours en effet de petites colonies à séries calicinales longues et contournées, relativement étroites, tout à fait conformes à la figuration de Klipstein.

L'original de Klipstein est semble-t-il perdu : on n'en trouve nulle mention à Munich ni à Vienne. Le Geologische Bundesanstalt conserve cependant, sous le numéro 4392-1, l'original de Laube (pl. VI fig. 4 et 4 a). En raison de la très bonne correspondance morphologique observée entre ce spécimen et la figuration de Klipstein, c'est à partir de ce spécimen figuré à nouveau ici (pl. VI, 1 et 2) que sont établies les données microstructurales relatives à cette espèce. Ces observations ont naturellement été complétées par l'examen de topotypes des Dolomites.

La situation est plus ambiguë en ce qui concerne le second terme spécifique présenté par Klipstein. Il est repris par Laube (p. 260), comme le précédent, mais avec une acception que Frech récuse. Il crée en effet pour les spécimens de Laube un terme spécifique propre car ceux-ci se distinguent de l'espèce en question « par leurs septes beaucoup plus serrés ».

Frech cependant reconnaît qu'il n'a pu observer l'original de Klipstein (note infrapaginale, p. 53), celui-ci se trouvant « probablement à Calcutta ».

Dans sa description, Frech fait mention d'un caractère très précis concernant l'ornementation septale. Les éléments ornementaux « sur les faces latérales s'infléchissent vers l'intérieur et le haut ». Or parmi les spécimens conservés à Vienne (spécimens de Laube) aucun ne montre ce caractère et, très regrettablement, parmi les Isastrées de Frech conservées à Munich ne figure aucun représentant de l'espèce *brouni*.

Devant cet état de fait, et pour éviter toute ambiguïté, j'ai recherché dans la faune du Sett-Sass, gisement-type de cette espèce, des spécimens présentant avec ceux de Klipstein une bonne correspondance morphologique, et conforme en outre à la notation précise de Frech. C'est à partir de ces spécimens que j'ai établi la description microstructurale de ce terme spécifique (cf. p. 103).

Isastraea labyrinthica (Klipstein, 1843)
(P. 292, pl. XX, fig. 9)

Meandrina labyrinthica Klipstein.
Latomaeandra labyrinthica (Klipstein) *in* Laube (p. 260).

Morphologie

L'espèce édifie des colonies très irrégulièrement noduleuses, à la surface desquelles se détachent nettement des séries calicinales très contournées, limitées par des murailles aiguës (pl. VI, 1 et 2).

Ces séries calicinales, sont toujours de faible largeur : en moyenne 3 mm ; leur longueur, par contre, est relativement très importante. Pour autant qu'on puisse leur fixer des limites précises, elles peuvent atteindre 15-20 mm. L'allongement relatif est donc considérable.

Ces colonies possèdent des éléments radiaires compacts sur les flancs desquels se détache une ornementation granulaire très forte (cf. pl. VI, 2). Ces granules eux-mêmes peuvent être très différents morphologiquement : toujours aigus, ils peuvent prendre un aspect épineux ou demeurer courts.

Les lames minces mettent mieux encore en évidence le caractère méandroïde de l'espèce. On n'observe pratiquement jamais de centre calicinal entièrement circonscrit. En outre apparaissent alors d'importantes variations morphologiques dans la structure thécale (pl. VI, 3). Celle-ci, fréquemment épaisse, peut brusquement devenir très fine, prenant alors un aspect en dent de scie (cf. pl. VI, 3).

L'aspect labyrinthique est encore accentué par l'irrégularité de la disposition des cloisons. Dans ces séries très contournées les centres calicinaux sont extrêmement mal définis. Les cloisons courtes, fortement ornementées ne s'infléchissent vers ces centres qu'à leurs bords internes.

Microstructure

Les cloisons sont des septes édifiés par des trabécules parfaites, verticales à la bordure périphérique et très fortement infléchies puisque, dans ces très courts éléments radiaires, elles sont cependant coupées longitudinalement au bord interne (cf. fig. 9).

La muraille est septo-thécale par continuité microstructurale entre les bordures périphériques des cloisons. Il n'y a donc pas de structure thécale propre. Les éléments centrés de cette muraille sont exactement identiques aux éléments radiaires, et rien n'indique une limite septale externe.

En fait, malgré les variations morphologiques signalées ci-dessus, la constitution de cette structure thécale est très uniforme : il y a une seule rangée d'éléments centrés, côte à côte, disposés en un plan continu à ondulations verticales. Lorsque la muraille est mince elle est réduite à sa structure propre. Lorsqu'elle est épaisse, elle est renforcée par du sclérenchyme secondaire, mais sa structure n'est pas modifiée.

Remarques sur l'ornementation septale : Les forts granules visibles morphologiquement apparaissent également très bien en lames minces (pl. VI, 6), mais celles-ci permettent également d'observer en même temps (sur les mêmes colonies) des éléments ornementaux

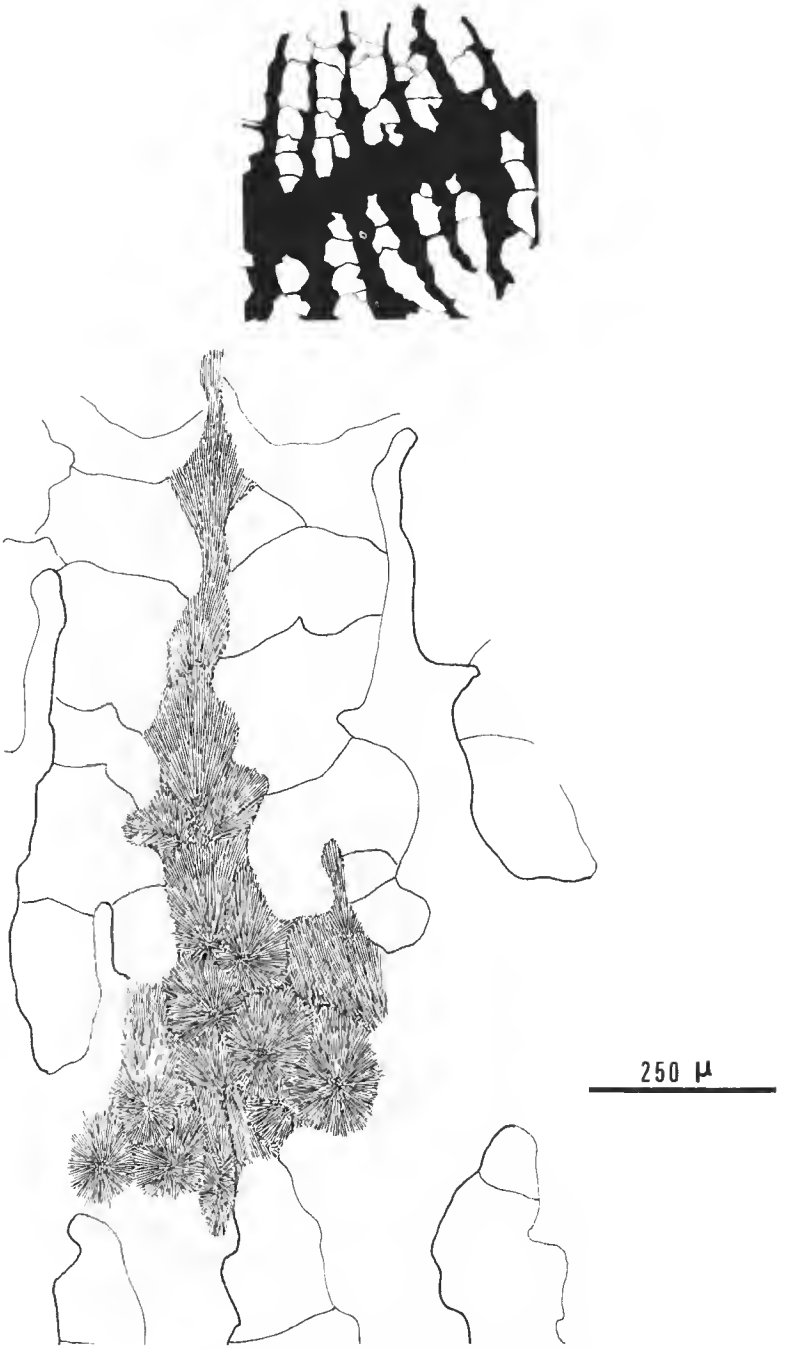


Fig. 9. — *Isastraea labyrinthica* (Klipstein).
Morphologie et microstructure septale.

d'un autre type. Il s'agit d'expansions fortement allongées, incurvées, quasi toujours associées deux à deux sur deux faces septales se faisant vis-à-vis (pl. VI, 5 et 7). Ces éléments sont bien d'origine septale : microstructuralement ce sont des expansions issues de la cloison qui les porte, et non insérées sur elles seulement, comme le sont les dissépiments qui existent en même temps qu'elles. Leur association deux à deux les rend cependant très semblables aux éléments endothécaux, alors qu'individuellement elles ont tout à fait la morphologie de pennules telles qu'on a déjà pu en observer (cf. par exemple *Isastraea guembeli*, *in* Cuif, 1975 : 102). Le point curieux dans la disposition de ces expansions est qu'ayant la morphologie et l'origine de certains types pennulaires déjà connus elles s'associent deux à deux et entrent en contact de façon à édifier une structure interseptale continue. On n'observait jamais cette disposition chez les pennules étudiées jusqu'ici, où au contraire l'alternance dans un même espace interseptal semblait la règle. On peut en outre observer toutes les situations intermédiaires entre les granules régulièrement coniques et les structures pennulaires les mieux caractérisées.

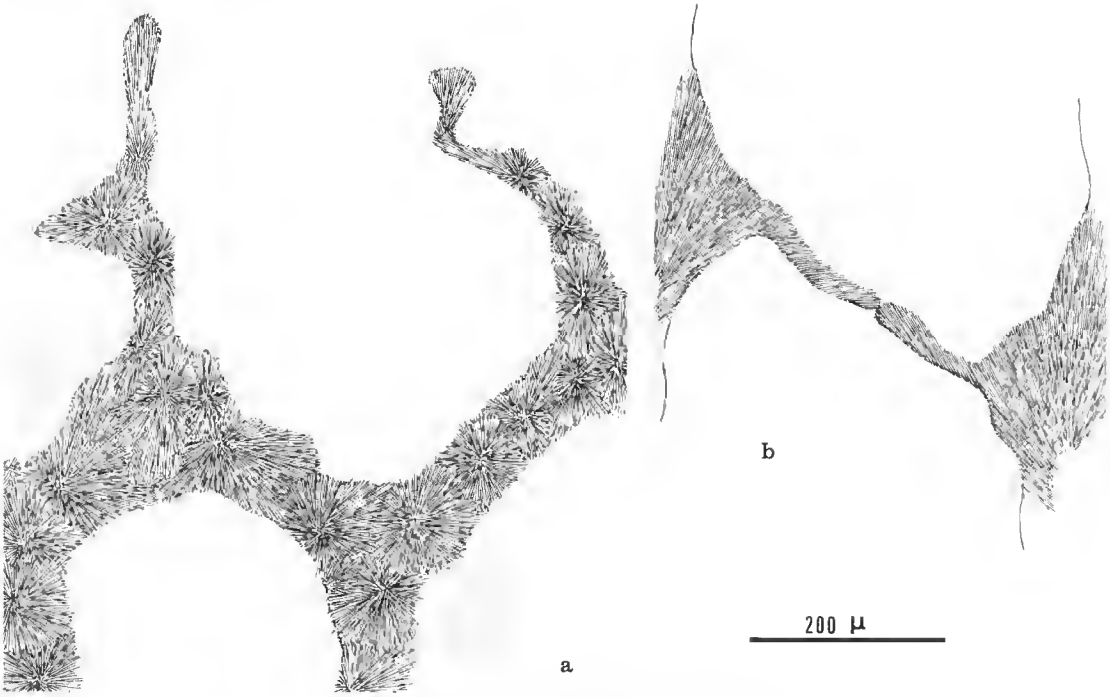


Fig. 10. — *I. labyrinthica* (Klipstein).
a, Microstructure thécale en cas d'absence de sclérenchyme. — b, Association de pennules dans l'espace interseptal.

Pour l'interprétation de ces faits, on peut suggérer que cette espèce nous présente un exemple d'évolution de l'ornementation septale en cours de réalisation. Postulant que l'ornementation de type pennulaire est plus évoluée que l'ornementation granulaire normale, on pourrait ici observer le phénomène de substitution d'un type d'ornementation à l'autre

par un passage graduel. Nous rencontrerons en Turquie des formes chez lesquelles ce processus est complètement achevé. D'ailleurs *Isastraea bronni* (Klipstein) nous a déjà montré une ornementation pennulaire comparable, mais beaucoup mieux différenciée.

Dans l'attente d'observations complémentaires permettant de préciser cette hypothèse, les constatations faites chez *I. labyrinthica* ont cependant l'intérêt de montrer que l'ornementation septale est susceptible d'évolution, ce qui confirme que l'élément fondamental de la classification doit demeurer la microstructure septale.

On doit cependant attirer immédiatement l'attention sur le fait que l'évolution suggérée ici se borne à une modification morphologique des éléments ornementaux, sans aucune modification structurale. En ce sens donc, les divers types pennulaires mis en évidence dans le précédent fascicule (Cuif, 1975) — types structuraux cette fois — et leur association avec une architecture déterminée conservent leur valeur caractéristique.

Position de ce type structural dans le genre Isastraea

Outre l'aspect fortement méandroïde, la microstructure septale et les caractères de l'ornementation latérale qui viennent d'être décrits écartent sans aucune ambiguïté cette espèce du genre *Isastraea* dans lequel la place l'actuelle classification. Aucun des deux genres antérieurement utilisés pour la classer ne lui convient d'ailleurs mieux. L'utilisation d'un terme générique mieux adapté à sa désignation sera proposée lorsque l'étude des autres formes incluses dans ce chapitre aura permis de définir les caractères généraux des structures septales dans cette faune, et d'y opérer des regroupements significatifs (cf. p. 108).

Isastraea bronni (Klipstein)

Meandrina bronni Klipstein, 1843 : 292, pl. XX, fig. 28.
Isastraea bronni (Klipstein) *in* Volz, 1896, pl. V, fig. 8-12.

L'autre espèce créée par Klipstein a déjà fait l'objet d'une étude partielle relative à son ornementation septale dans un mémoire précédent (Cuif, 1975 : 105). Les données morphologiques générales ne seront donc pas rappelées. Seules les modalités de la gemmation seront précisées.

Microstructure

Microstructuralement, cette espèce offre de nettes similitudes avec *I. labyrinthica*. Les cloisons sont édifiées par des trabécules verticales à la périphérie, rapidement et fortement infléchies vers l'axe. La muraille s'y édifie de la même façon, par contact des bordures septales périphériques. Toutefois, on n'observe pas ici d'élément centré propre à la structure thécale : sa grande épaisseur (caractère très constant chez l'espèce) résulte de l'importance des formations sclérenchymateuses secondaires. Cette absence de centres propres à la muraille peut être mise en rapport avec la plus grande densité septale (caractère signalé dès l'origine par Klipstein) qui assure un contact continu des bordures périphériques des cloisons.

L'ornementation septale de *I. bronni* semble au premier abord fondamentalement différente de celle de *I. labyrinthica*. On n'observe ici que des structures pennulaires géné-

ralement très accentuées. Cependant la mise en évidence chez l'espèce précédente d'une ornementation de type pennulaire s'ajoutant aux granules coniques suggère que cette différence n'est probablement pas tellement profonde. On remarque en effet que les ménianes de *I. bronni* ont exactement la même microstructure que les pennules de *I. labyrinthica*, ce qui confirme la similitude microstructurale générale de ces deux formes.

Les caractères différentiels entre les deux espèces sont néanmoins très nets : ils portent sur les dimensions des calices, comme l'a déjà signalé Klipstein, mais surtout concernent les modalités de formation des séries polycentriques.

Gemmation

L'étude de la formation des séries calicinales de *Isastraea bronni* a été réalisée par lames minces sériées, à partir d'un calice monocentrique de 3 mm de diamètre environ. L'évolution de ce calice a pu être observée jusqu'à la réalisation d'une série polycentrique de 20 mm de long sur 8-10 mm de largeur, comportant à ce stade environ quinze centres calicinaux individualisés (cf. pl. VII).

Stade 1 : Calice simple, monocentrique de 3 mm de diamètre, comportant environ 25 cloisons.

Stade 2 : Dès le stade suivant, séparé du précédent par environ 0,6 mm, apparaissent nettement (flèche) les premiers signes de la mise en place, à partir de la muraille et en direction centripète, d'un faisceau de septes étroitement accolés par leurs faces latérales. Il n'existe encore à ce stade qu'un seul centre calicinal (diamètre : 5 mm environ).

Stade 3 (2,1 mm de l'origine) : La croissance du faisceau central est nettement perceptible. Corrélativement, on peut distinguer des indices de l'individualisation de deux centres calicinaux supplémentaires (diamètre maximal du calice : 7 mm).

Stade 4 : Séparé du précédent par 4 mm (un stade intermédiaire n'a pas été figuré). Cette coupe montre le développement simultané de deux processus : croissance du faisceau de septes partageant la cavité axiale primitive ; multiplication des centres calicinaux.

La figure 4 montre également que l'apparition d'un faisceau de septes dans la cavité axiale générale ne se produit pas une seule fois. Latéralement s'en développe un second, pendant que le faisceau initial produit une bifurcation qui accentue l'aspect méandroïde de l'ensemble.

La suite du développement, figurée planche VII, 5 à 9, représente une croissance verticale de 9 mm environ (soit depuis l'origine 16 à 18 mm). Elle amène une subdivision de l'espace calicinal initialement simple en un ensemble demeurant méandroïde jusqu'à un stade très avancé. C'est alors seulement que, par isolement de centres calicinaux de cette série vont se créer de nouveaux calices monocentriques à partir desquels peut se répéter le processus décrit ci-dessus.

Malgré ce caractère méandroïde accusé, la distinction de *I. bronni* d'avec *I. labyrinthica* est très nette. Le calice initial, quelles que soient les circonvolutions que le processus de gemmation accéléré y développe, demeure toujours entièrement circonscrit. Il n'y a jamais formation de ces séries ouvertes et fluctuantes que l'on observe chez *I. labyrinthica*. De même, l'individualisation des centres calicinaux secondaires est plus nette.

Conclusion

Pas plus que pour l'espèce précédente, l'utilisation des termes génériques successivement proposés pour l'espèce *bronni* ne peut être maintenue. En outre, malgré les similitudes microstructurales apparaissant entre *I. labyrinthica* et *I. bronni* (structure trabéculaire en septe simple monolinéaire), les différences qui les distinguent sont également accusées (structure thécale, gemmation, et degré de différenciation de l'ornementation latérale).

On se trouve donc fondé à proposer pour ces deux types l'utilisation de termes génériques distincts (cf. p. 108) mais qui doivent demeurer relativement proches.

Avec Laube, 1865, le genre *Isastraea* Milne-Edwards et Haime, 1851, est utilisé pour désigner les colonies à calices régulièrement polygonaux, que Münster et Klipstein avaient négligées.

Des trois termes alors créés par Laube, *Isastraea haueri*, *guembelii* et *splendida*, subsistent seulement les deux premiers. Le troisième en effet a été à juste titre mis en synonymie avec *Coelocoenia decipiens* par Volz (1896). (Il s'agit en l'occurrence d'un spécimen présentant un exemple typique de la différence morphologique analysée à propos de ce genre dans le premier fascicule de ce travail — cf. Cuif, 1972 : 272, fig. 28 a et 28 c.)

Les deux autres constituent des éléments importants de la faune des Dolomites et la classification préconisée par Laube a été acceptée par Volz et Frech, puis reprise par Diener en 1921. Seul J. Alloiteau (1957 : 162) a émis des réserves sur l'attribution à ce genre des deux formes en question (ainsi d'ailleurs que sur la majorité des espèces triasiques qui lui étaient rattachées).

Isastraea guembelii Laube, 1865

(P. 263, pl. VII, fig. 2)

Cette espèce a déjà fait l'objet d'un premier examen au cours duquel ont été précisés les caractères de son ornementation septale et la microstructure qui lui est associée (cf. Cuif, 1975 : 102).

Rappelons qu'à partir d'un schéma structural identique à celui des espèces précédentes (septes à trabécules isoclines fortement infléchies axialement), se développe sur les faces latérales une ornementation pennulaire très bien différenciée. Il s'agit d'expansions latérales cupuliformes, généralement courtes, à concavité forte dirigée vers l'intérieur et le haut. Les figures obtenues en lames minces sont extrêmement caractéristiques à cet égard.

La gemmation se produit par la mise en place dans l'axe du polypiérite d'un dépôt de sclérenchyme qui va réunir deux cloisons majeures diamétralement opposées (pl. VIII, 2). Le diaphragme ainsi formé va évoluer selon un processus déjà observé dans d'autres genres (cf. par exemple *Protoheterastraea* Wells *in* Cuif, 1972 : 264). On observe en effet le développement d'éléments radiaires néoformés, perpendiculaires au diaphragme sur lequel ils s'insèrent, et dont la mise en place progresse du milieu de ce diaphragme vers les bords calicinaux.

Simultanément, la cavité générale du polype initial s'étire fortement selon une direction perpendiculaire à son plan de partage.

Il est clair que ce mode de gemmation s'oppose complètement à la formation de séries méandroïdes puisque la partition de la cavité initiale représente le début du processus et non son achèvement. La tendance à la formation de diaphragmes de partage est même si

accentuée qu'on constate fréquemment (ex. pl. VIII, 6) qu'avant même la complète régularisation de l'appareil septal sur un diaphragme, un second est mis en place amorçant ainsi un nouveau processus de gemmation avant même l'achèvement du premier.

Position de ce type structural

Le classement de cette espèce dans le genre *Isastraea* tel qu'il est maintenant défini ne peut persister, compte tenu des caractères de la structure et de l'ornementation septale.

J. Alloiteau (1957 : 162) a proposé d'intégrer l'espèce dans le genre *Elysastraea* Laube (espèce-type *E. fischeri*). Cette forme sera examinée ci-dessous, et il sera possible de constater que cette proposition ne peut être retenue.

Le rapprochement avec les deux formes précédentes paraît possible sur la base de similitudes existant au niveau :

— de la microstructure septale ; même type de trabécules verticales à la périphérie des cloisons et fortement infléchies dans leur région interne ;

— de l'ornementation pennulaire qui, avec des morphologies assez diverses, appartient cependant au même type fondamental chez ces trois formes.

Variabilité de l'espèce

Existence au Sett-Sass d'une variété de grande taille

Les collections du Musée d'Histoire naturelle de Trente, qui m'ont été obligeamment communiquées par leur Conservateur (Dr H. Buratti), renferment plusieurs spécimens chez lesquels la structure et l'ornementation septales sont identiques à celles des originaux de Laube, mais présentent des dimensions calicinales nettement supérieures. Laube signale un diamètre moyen 3-4 mm (ce qui correspond effectivement aux mensurations que l'on peut relever sur les exemplaires du Geologische Bundesanstalt). Ici ce diamètre atteint en moyenne le double (cf. pl. IX, 1).

Présence d'une forme affine dans le Trias de Turquie

Les gisements de l'Alakir Cay m'ont fourni une forme qui, malgré des caractéristiques morphologiques assez distinctes, présente avec *I. guembelii* de très réelles analogies microstructurales et ornementales.

Elle est figurée planche IX, 2 à 4, et on peut y noter immédiatement le très fort développement de l'ornementation pennulaire. Les pennules sont plus nombreuses que chez *I. guembelii*, plus fortes également, conférant aux sections transversales un aspect très caractéristique (pl. IX, 2 à 4). La différence morphologique est d'ailleurs accentuée par l'aspect beaucoup plus robuste des cloisons.

Au niveau microstructural, cependant, les similitudes sont évidentes :

— même microstructure septale,

— pennules de même type : inflexions latérales en gouttières concaves vers le haut,

— processus de gemmation identique : dépôt d'un massif de sclérenchyme entre deux septes majeurs diamétralement opposés, puis développement d'éléments radiaires néoformés insérés sur le diaphragme ainsi édifié.

Ainsi, en ce qui concerne les éléments fondamentaux de l'organisation du polypier, ces similitudes établissent une nouvelle fois l'existence de rapports étroits entre les faunes des Dolomites et celles de Turquie.

Rapports des trois termes *labyrinthica, bronni* et *guembelii*

Les trois espèces étudiées ci-dessus (*labyrinthica, bronni* et *guembelii*), présentent d'évidentes différences dont l'interprétation taxinomique, nécessite à priori l'utilisation de trois termes génériques distincts, fondés sur les modalités de la gemmation. Ce phénomène se réalise, en effet, de façons fondamentalement différentes chez ces trois formes, déterminant la formation de colonies sans rapport apparent.

Au-delà de ces différences, les affinités d'ordre microstructural soulignées au cours des analyses précédentes imposent cependant de conserver à ces trois types une proximité taxinomique assez étroite.

Nous nous trouvons ainsi amené à proposer de représenter cet ensemble comme une série évolutive qui, à partir d'un même type de microstructure septale, a réalisé des types morphologiques très divers par différenciations des modalités de gemmation. Cette série représente, dans un domaine limité (pour l'instant) à des formes cério-méandroïdes, l'analogue de ce qui a été progressivement établi pour le groupe de formes réunies autour de *Tropiastraea* (cf. Cuif, 1975 : 97), séries de formes également pennulaires mais chez lesquelles la microstructure septale est différente (trabécules demeurant verticales sur toute la largeur des cloisons). On doit noter également, comme élément différentiel entre ces deux séries, que le type de pennules observables chez les *Tropiastraea* est morphologiquement distinct de celui qui caractérise la série de formes centrées autour de *I. guembelii*.

Proposition taxinomique

L'utilisation de termes génériques propres à ces faunes triasiques est rendue nécessaire par les différences évidentes existant entre elles et les types pennulaires du Jurassique, tels qu'ils ont été décrits par G. A. Gill. Les caractéristiques de la structure septale et de l'ornementation latérale sont en effet complètement différentes dans les deux cas. **Ainsi s'accentue peu à peu l'individualité de la faune triasique dont les caractères propres ont été masqués jusqu'ici par l'utilisation de termes génériques communs à toutes les formes mésozoïques.**

1 — Classement de l'espèce *guembelii* Laube (*Isastraea*)

Il est proposé de désigner par le terme *Gumbelastraea* les polypiers répondant aux caractères suivants :

— Colonies cérioïdes.

— Éléments radiaires consistant en septes entièrement compacts, édifiés par des trabécules centrées, verticales à la périphérie des cloisons, fortement infléchies dans la lame septale proprement dite, où elles demeurent en série monolinéaire.

— Ornementation latérale formée par des expansions cupuliformes plus ou moins allongées, à concavité dirigée vers le haut et l'intérieur.

— Muraille septo-thécale par contact des bords périphériques des cloisons, qui sont en continuité microstructurale, et occasionnellement renforcée par du sclérenchyme.

— Absence de structure columellaire.

— Multiplication des polypiérites produite par mise en place d'un dépôt axial qui sépare directement les cavités générales secondaires.

L'espèce-type de ce genre est : *Isastraea guembelii* Laube.

Note : Malgré la discontinuité morphologique existant entre les spécimens originaux de Laube (Geol. Bundesanstalt de Vienne) et ceux du Musée d'Histoire naturelle de Trente, ils sont réunis, pour l'instant au moins, sous le même terme spécifique. Leur nombre est encore trop faible pour un essai d'interprétation plus fine.

2 — Désignation de la forme alline de Turquie

Par contre il semble possible d'isoler dès maintenant les spécimens des gisements de Turquie en raison de leurs particularités morphologiques beaucoup plus accusées.

Gumbelastraea pamphyliensis nov. sp. : Les polypiers désignés sous ce nom se distingent de l'espèce-type du genre par des cloisons beaucoup plus épaisses, porteuses d'une ornementation pennulaire extrêmement développée (cf. pl. IX, 2 à 4).

3 — Désignation des formes méandroïdes en rapport avec *Gumbelastraea*

a — *Stuoresia* nov. gen. [1]

Espèce-type : *Meandrina bronni* Klipstein.

Ce terme regroupe les polypiers ayant les caractères suivants :

— Colonies méandroïdes dont les séries calicinales demeurent toujours circonscrites, même lorsqu'elles sont polyfurquées.

— Éléments radiaires consistant en septes édifiés par des trabécules définies, verticales à la bordure périphérique et fortement infléchies vers l'axe, en série monolinéaire.

— Trabécules émettant des expansions latérales en gouttière (méniaues) à bordure distale aiguë, à concavité orientée vers l'intérieur et le haut.

— Muraille septo-thécale par contact des bordures périphériques des cloisons, renforcée par du sclérenchyme secondaire.

— Formation des séries calicinales par croissance centripète d'un faisceau bi ou polyfurqué, ayant la même structure que la muraille dont il est issu.

— Absence de structure columellaire.

b — Désignation de l'espèce *labyrinthica* Klipstein

La désignation par un terme générique propre de *Meandrina labyrinthica* Klipstein, telle qu'elle est proposée ici, ne doit pas masquer que les caractéristiques de cette forme posent un problème d'interprétation véritablement important, en rapport avec les caractères mixtes de son ornementation latérale (cf. p. 102, ainsi que pl. VI, 5 à 7).

Dans l'état actuel des données, l'expression taxinomique des rapports entre ce type structural et ceux qui viennent d'être examinés représente surtout une hypothèse de travail ; la formalisation actuellement en usage ne permet pas de le distinguer nettement des catégories les mieux établies de la systématique.

Compte tenu de ces observations, il est proposé de nommer *Andrazella* n. g. [2] (espèce-type : *Meandrina labyrinthica* Klipstein) les polypiers répondant à la diagnose suivante :

— Colonies méandroïdes dont les séries calicinales ouvertes sont extrêmement confuses.

— Septes simples, compacts, édifiés par des trabécules centrées, verticales à la périphérie des cloisons, fortement infléchies dans l'axe.

1. De Stuores, un des gisements des couches de Saint-Cassian.
2. De Andraz, village des environs du gisement-type.

— Trabécules produisant une ornementation mixte. On peut y observer des granules régulièrement coniques ou aplatis, passant à des éléments pennulaires bien caractérisés. Ceux-ci, bien que fréquents, ne prennent pas dans les formes observées, un très important développement morphologique.

Rappelons à nouveau, en conclusion, que ces trois termes, différenciés principalement par les caractéristiques de leur gemmation et celles de leur ornementation latérale, doivent faire partie d'un ensemble supragénérique unique en raison de la similitude manifeste de leur structure septale.

Isastraea haueri Laube, 1865

(P. 263, pl. VII, fig. 1)

Dans son mémoire de 1865, Laube définissait une autre forme importante parmi les Madréporaires coloniaux cérioïdes triasiques sous le terme *Isastraea haueri*.

Diagnose originale

« Le polypier a l'aspect d'une boule aplatie. Les calices sont irréguliers, polygonaux et inégaux, séparés par des bordures bien visibles, assez profondes.

Les septes, dont le nombre s'élève à 40-40 par calice sont plus ou moins courbes, leurs côtés sont dentés. Ils sont en alternance d'un calice à l'autre de sorte que la séparation dessine une fine ligne en zigzag.

Il n'existe pas de columelle, de même je n'ai pas observé d'épithèque. Diamètre des calices simples : 4 à 6 mm. »

Compensant heureusement cette diagnose extrêmement sommaire, les échantillons ayant servi de base à cette description sont conservés au Geologische Bundesanstalt de Vienne sous les n°s 4392 et 4395. La prépondérance de ce dernier est indiscutable : il s'agit du spécimen figuré par Laube (pl. VII, fig. 1 et 1 a).

Complétés par d'autres échantillons du Sett-Sass, ils permettent de préciser les caractères morphologiques et microstructuraux relatifs à ce terme spécifique de la façon suivante.

Morphologie

Il convient tout d'abord de signaler l'aspect tout à fait exceptionnel du spécimen-type, aussi bien par le volume de ce polypier que par la régularité de sa croissance. Aucun des échantillons rapporté ultérieurement à cette espèce ne se présente sous une forme aussi parfaite.

La surface calicifère présente une disposition assez confuse : calices simples ou séries calicinales comptant quatre à cinq centres, nettement délimités par une muraille mince ou forte mais toujours présente. Les séries calicinales les plus longues peuvent ainsi mesurer jusqu'à 10-15 mm.

Les éléments radiaires sont des septes simples, parfaitement compacts, généralement assez forts, à la surface desquels se détachent nettement une forte ornementation granulaire. Les septes majeurs sont distants d'environ 0,3-0,35 mm (distance des plans médio-septaux), ce qui correspond à une densité septale relativement faible. En lame mince (prenant donc

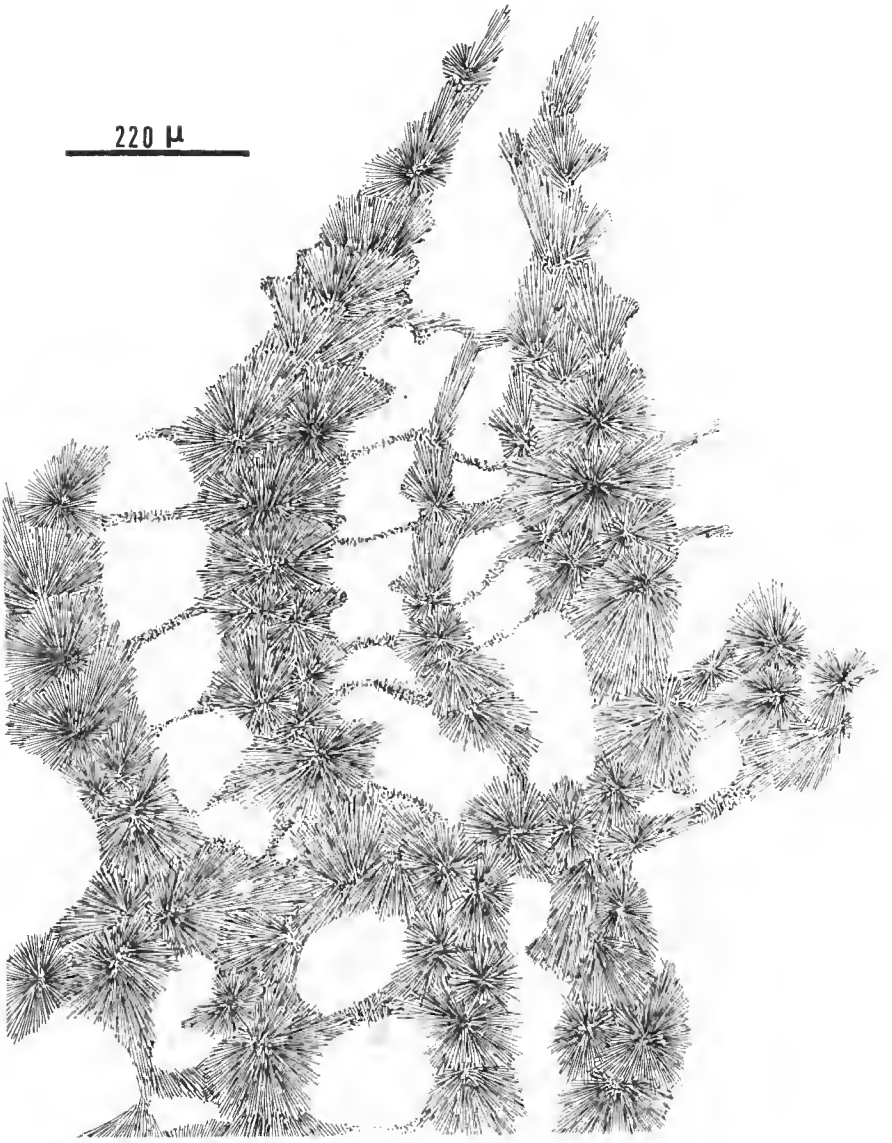


Fig. 11. — *Isastraea haueri* Laube.
Microstructure septale.

en compte les cloisons d'ordre inférieur) on compte 20-25 cloisons pour les calices simples de 3-4 mm de diamètre.

La morphologie septale est assez variable. Le plus fréquemment, les septes ont une section transversale assez fusiforme (cf. fig. 11) et dans ce cas la structure thécale est mince. On peut également observer des cloisons à bordure périphérique épaisse (sur la même colonie), produisant alors par le contact de leurs bordures périphériques une structure thécale beaucoup plus forte.

Les bordures internes, toujours très fines, peuvent occasionnellement entrer en contact, mais ne produisent jamais de structure axiale définie.

Microstructure septale

Les éléments radiaires sont édifiés par des poutrelles parfaites, toujours jointives, dont la disposition générale est celle d'un septe simple à série isocline. Les trabécules périphériques sont verticales, elles s'infléchissent vers l'intérieur au cours de leur croissance. De fort diamètre (jusqu'à 240 μ), elles sont généralement disposées en rangée simple. On peut observer assez fréquemment chez les septes les plus fusiformes la présence de deux centres sur une même transversale. Il s'agit alors d'un axe court relatif à un granule latéral, qui s'infléchit progressivement vers l'espace inter-septal.

Il importe de signaler, au sujet du rapport microstructure-ornementation, que l'existence de ces centres et latéraux ne peut être assimilée avec la disposition décrite par J. Alloiteau au sujet des Isastrées proprement dites. Il n'y a pas ici de carène latérale ni même d'indice de fusion des granules successifs qui pourraient suggérer l'amorce d'une telle disposition. Les granules sont toujours bien individualisés, aigus, relativement dissymétriques.

Comme chez les espèces précédentes, la structure thécale est réalisée par des éléments centrés, verticaux, en continuité microstructurale avec ceux de la bordure périphérique des cloisons, qui leurs sont tout à fait identiques.

Position systématique de cette espèce

L'usage du terme *Isastraea* ne peut être maintenu pour la désignation de cette espèce pour les raisons suivantes, d'ordre microstructural :

— Cloisons dépourvues des carènes verticales opposées qui caractérisent ce genre (Pelletier, 1950). L'ornementation est ici exclusivement granulaire.

— Structure thécale de *Isastraea* parathécale par alignement des dissépiments. Ici, la muraille est formée d'éléments centrés en continuité microstructurale avec ceux des bords périphériques des cloisons (auxquels ils ressemblent).

La définition d'un terme approprié à la désignation de ce type structural sera proposée après l'examen des autres formes classées dans le genre *Isastraea* par les auteurs ultérieurs, ainsi que celui des types qui ont justifié la création de termes génériques particuliers tels que *Elysastraea* Laube ou *Chorisastraea* Frech (cf. ci-dessous p. 123).

Formes des couches du Zlambach

Les observations de Reuss (1854) puis celles de Frech (1890) ne les ont pas conduit à faire grand usage du genre *Isastraea* pour la classification des Madréporaires cérioïdes

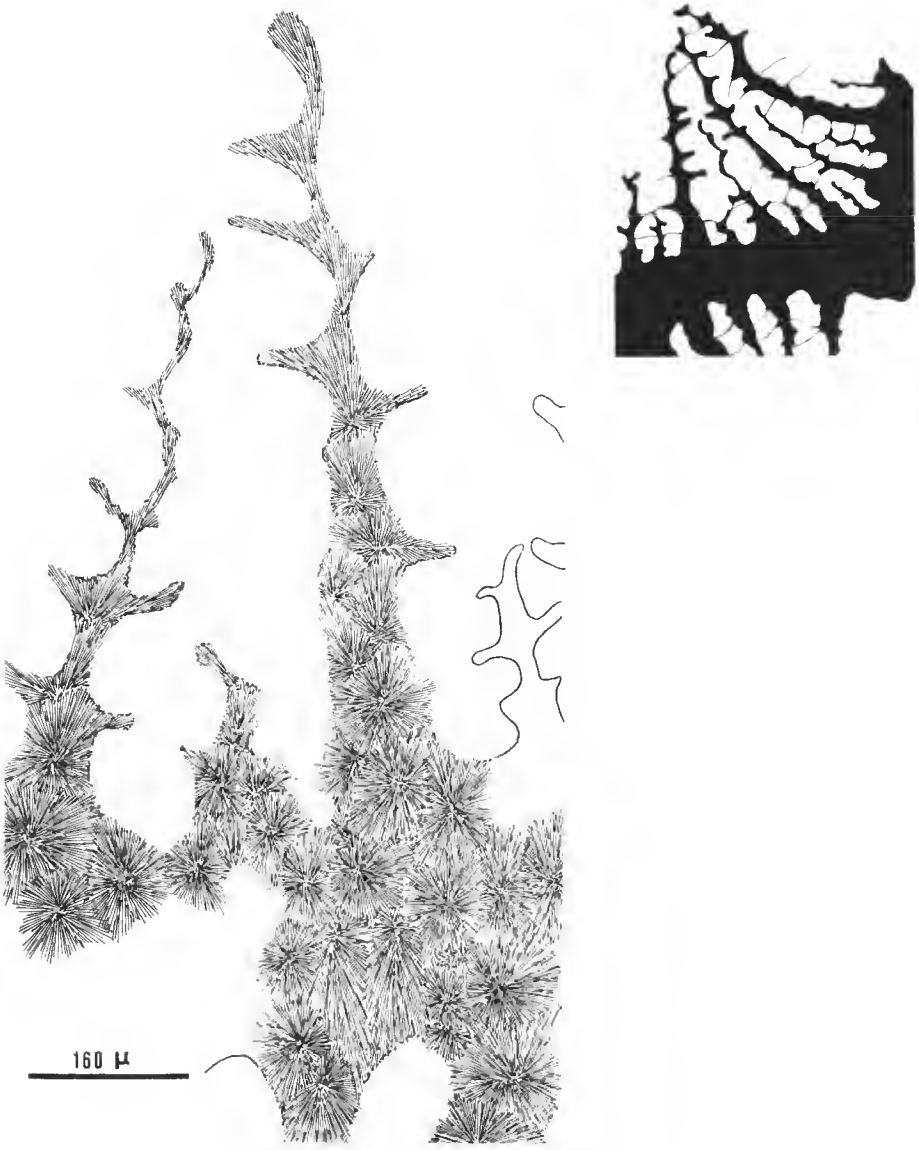


Fig. 12. — *Isastraea profunda* Reuss.
Trabécules en série monolinéaire imparfaite, produisant latéralement des éléments ornementaux aplatis, plus ou moins incurvés. Noter également la continuité microstructurale cloisons-thèque.

des couches du Zlambach. Aussi ne peut-on dénombrer que trois termes spécifiques véritablement importants (plusieurs dizaines de spécimens dans les collections originales).

Isastraea profunda Reuss, 1854

(P. 116, pl. 9, fig. 5-6)

Holotype : spécimen n° As XII 14 Bayerische Staatssammlung de Munich.

Comme toutes les espèces créées par Reuss à partir des gisements de Oc alm, cette espèce fut initialement attribuée au Crétacé. Après la rectification chronologique qui s'est rapidement imposée, Frech reprit ce terme spécifique, en donna une bonne descript on morphologique et fournit en outre à son sujet (fait assez rare) des indications microstructurales très précises.

Elles sont tout à fait corroborées par les observations que j'ai pu également réaliser sur des nouveaux spécimens issus des gisements-types, aussi n'en rappellerai-je ici que l'essentiel, nécessaire à la comparaison avec les types précédemment décrits.

Il s'agit de colonies cérioïdes (cf. pl. XI, 1) chez lesquelles la gemmation détermine l'existence de courtes séries calicinales di-ou tri-centriques au maximum. Des dépressions calicinales sont effectivement très fortes, conséquence de l'inflexion axiale des éléments septaux.

Les cloisons, rectilignes, portent une très forte ornementation granulaire, spinuleuse, déjà notée par Frech. On remarque immédiatement en lame mince la morphologie de certains éléments ornementaux, aplatis et infléchis, phénomène tout à fait comparable à celui qui a été observé chez l'espèce *labyrinthica* (cf. p. 102).

La microstructure septale en trabécules parfaites a déjà été notée par Frech (avec sa terminologie particulière), de même que la totale similitude microstructurale entre muraille et cloisons. Celles-ci, comme chez toutes les formes cérioïdes qui viennent d'être examinées sont, en effet, en parfaite continuité microstructurale avec les éléments de la structure thécale.

Observations sur la terminologie employée par Frech *et* Volz *au sujet des structures septales*

L'analyse des structures septales telle que l'ont pratiquée Frech et Volz (à partir de matériels identiques à ceux qui ont été examinés jusqu'ici) a conduit ces deux auteurs à concevoir les structures septales selon un schéma unique, dans lequel se retrouvent toujours deux constituants :

— une structure fondamentale qui, selon les cas, peut prendre l'aspect d'un plan simple ou d'un plan à ondulations verticales (Urseptum ou Primarseptum), ou bien encore d'axes verticaux distincts (Primardornen) ;

— des éléments fibreux qui s'insèrent sur ces structures primaires et qui donnent aux cloisons leur morphologie définitive.

J'ai pu antérieurement montrer, au sujet des formes à « Urseptum » que cette notion correspondait à une erreur d'interprétation. L'Urseptum des auteurs est en réalité la zone médio-septale recristalisée (apparaissant donc en clair sur les lames minces), ne correspondant à aucune structure propre au Madréporaire. Simplement, elle matérialise (par ce phéno-

même de recristallisation) la zone d'affrontement des libres mises en place par chacune des faces du repli ectodermique septal.

Note : Le phénomène de recristallisation débute toujours par cette zone car elle représente, par sa porosité, une région de circulation préférentielle des solutions qui déterminent la recristallisation des structures squelettiques. Comme dans le cas des spécimens des Dolomites ou des couches de Zlambach cette recristallisation est limitée, cette zone médiane apparaît toujours comme un plan relativement mince. Elle peut même être totalement absente comme j'ai pu l'établir (cf. Cuif, 1974 : 345) lorsque la dissolution n'a pas eu lieu.

Les spécimens de *Isastraea profonda* examinés ici nous fournissent l'occasion de compléter cette analyse en montrant que les « Primardornen » dont parle Frech dans l'explication de la structure septale de cette espèce correspondent aux axes des trabécules dans lesquels le même phénomène de circulation préférentielle a déterminé une recristallisation des structures libreuses et l'apparition d'un centre clair (calcitique) qui a bien été observé par Frech.

Isastraea profunda var. **major** Frech, 1890

(P. 22, pl. V, fig. 4-5)

C'est une des formes les mieux caractérisées du point de vue morphologique parmi la faune du Zlambach et, à son sujet, Frech a donné une figuration parfaitement explicite : pl. V, fig. 4, et 4 a, b, c (seule la dernière illustration (4c) laisse à désirer par l'imprécision de l'orientation des libres septales, qui sont dessinées à l'envers).

Néanmoins l'attribution à cette faune des spécimens récoltés ne laisse place à aucune ambiguïté. Ils sont d'ailleurs particulièrement abondants dans le gisement du Donnerkogel (Gablonzer Hutte).

Morphologie

Rappelons brièvement que cette variété se distingue des représentants-types de l'espèce par la taille et la morphologie nettement polygonale des sections transversales des polypiérites. La muraille est forte, formée de segments rectilignes et d'épaisseur constante. Les cloisons, régulièrement atténuées vers l'axe portent une forte ornementation très comparable effectivement à celle qui existe chez *I. profonda* s.s. A noter, entre les cloisons principales, et alternant régulièrement avec elles, un cycle d'éléments radiaires qui par leurs particularités morphologiques jouent un rôle essentiel dans la caractérisation de l'espèce. Il s'agit de cloisons très courtes, extrêmement larges à leur périphérie et à région septale proprement dite complètement atrophiée (cf. fig. 13, rt.). Elles ont pour unique rôle, en s'appuyant sur les faces latérales des cloisons principales, d'édifier la très forte muraille qui rend ce type très reconnaissable (cf. pl. XII, 4, 5).

Les affinités microstructurales de *I. profunda* et de sa variété *major* sont nettes et justifient le rapprochement préconisé par Frech. Toutefois, la présence chez *I. major* du cycle de cloisons très caractéristiques qui vient d'être décrit constitue un caractère dont l'interprétation en terme de « variété » n'est pas clairement justifiée.

En fonction des distinctions actuellement admises, les deux formes sont distinctes, morphologiquement (l'écart de taille est toujours net), et microstructuralement, de sorte qu'il semble plus cohérent d'utiliser le terme *major* comme un terme spécifique entier (cf. également ci-dessous, p. 118, définition du genre *Gablonzeria*).

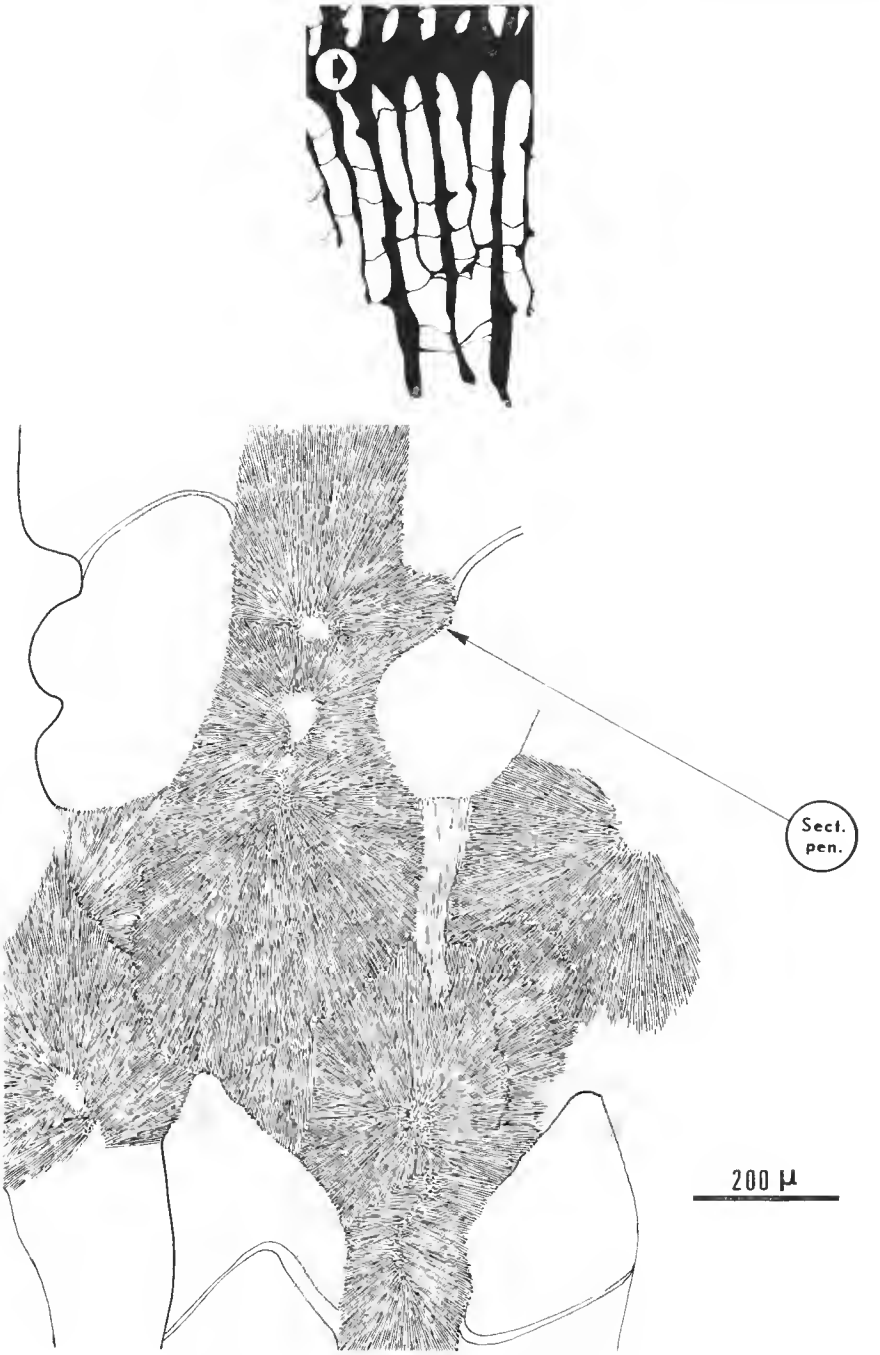


Fig. 14. — *Isastraea norica* Frech.
Grosses trabécules fortement inclinées, produisant des pennules peu élevées (cf. pl. XI, 8).

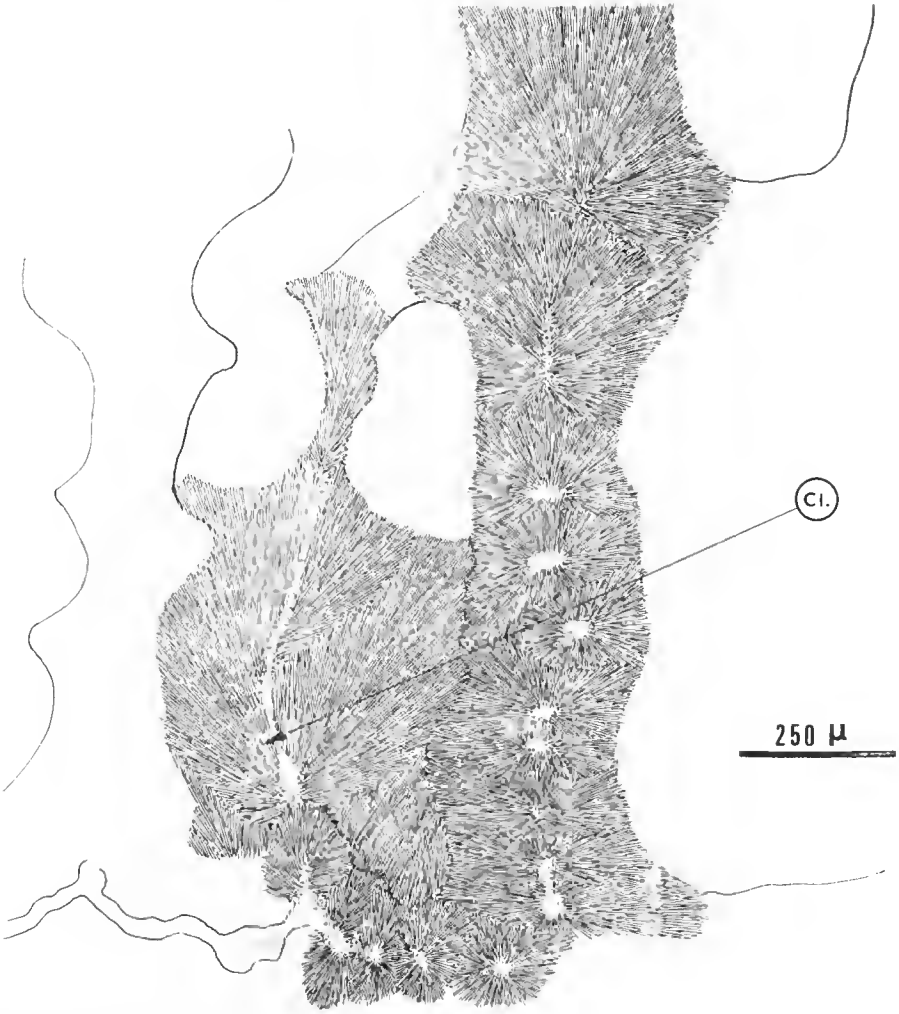


Fig. 13. — *Isastraea profunda* var. *major*.
Microstructure septale. Notez les cloisons intercalaires, hypertrophiées (Cl.), dont le développement donne à cette espèce son aspect typique.

Isastraea norica Frech, 1890

(P. 25, pl. VI, fig. 6-8)

Cette espèce édifie de très fortes colonies cério-méandroïdes dont les figurations originales de Frech donnent une bonne représentation. De même, les caractéristiques morphologiques des cloisons et celles de leur ornementation latérale ont été bien décrites. Ainsi Frech note-t-il l'existence de dépressions calicinales profondes et de fortes murailles qui délimitent les séries calicinales. Les faces latérales des septes portent des granules carini-

formes (« leistenformige Seitendornen »). Cette observation est d'un grand intérêt dans la mesure où, comme on vient de le voir, plusieurs formes cérioïdes de la faune triasique présentent des éléments ornementaux qui correspondent à cette description.

L'observation des faces latérales de *I. norica* montre en effet (pl. XI, 8), insérées sur les faces latérales selon une direction oblique à 45° par rapport à l'axe de croissance, de courtes pennules peu élevées, généralement distinctes entre elles (pas de ménianes).

Microstructure

Les cloisons sont des septes simples, édifiés par des trabécules de très fort diamètre, pouvant atteindre 350-380 μ à la bordure périphérique des cloisons (cf. fig. 14). Elles sont toujours jointives, disposées en un seul plan et inclinées dès l'origine vers l'axe de la cavité générale.

Cette disposition constitue un assez net critère différentiel vis-à-vis des structures observées chez *I. profunda*, par exemple, ou celles du groupe *I. bronni-guembelii-labyrinthica*, chez lesquelles l'inflexion trabéculaire était très progressive (cf. par exemple pl. XI, 3).

La microstructure thécale présente également des caractères distinctifs nets par rapport aux thèques observées dans les formes citées ci-dessus. Ici, la muraille est uniquement septo-thécale, par simple contact des bordures périphériques des cloisons. Elle est occasionnellement renforcée par un sclérenchyme secondaire (qui ne prend jamais grande importance) mais on n'y constate jamais la présence d'éléments structuraux définis comme c'était le cas ci-dessus. Il n'y a donc pas de structure thécale proprement dite.

Les lames minces font également apparaître la microstructure des pennules. Bien qu'elles demeurent toujours basses, simples bourrelets rectilignes ne présentant pas l'inflexion en gouttière développée de façon si caractéristique chez celles de certaines espèces précédentes, les pennules de *I. norica* leur sont tout à fait comparables. En coupe transversale on observe l'inflexion des fibres qui forment un faisceau court en continuité microstructurale avec celles des trabécules dont elles sont issues.

Gemmation

La formation des séries polycentriques qui donnent aux sections de cette forme leur aspect si caractéristique se réalise par un processus identique à celui décrit et figuré ci-dessus chez *I. bronni*. Un faisceau de cloisons à croissance centripète se développe en même temps que s'étire le calice à la périphérie duquel il s'insère. Le processus n'atteint cependant pas, en intensité, le même degré que chez *I. bronni*, et les séries calicinales de *I. norica* ne sont pas polyfurquées en général.

Commentaire

Pas plus que les précédentes, cette espèce ne peut être incluse dans le genre *Isastraea* selon la définition de Pelletier.

Les particularités de son ornementation latérale et de sa microstructure septale lui confèrent en outre une place assez marginale dans le groupe des formes étudiées dans ce chapitre.

Celles-ci forment en effet un ensemble cério-méandroïde caractérisé par une réelle

unité microstructurale : cloisons et structure thécale identiques. La variété des formes ainsi réunies donne au groupe qu'elles constituent une hétérogénéité apparente. Mais l'ornementation septale elle-même, en dépit de la diversité des développements qu'elle présente, révèle qu'elle peut s'interpréter à partir d'un même type, et s'ajoute à la similitude des caractéristiques microstructurales pour déterminer la réunion de ces formes en un seul ensemble supragénérique.

Proposition taxinomique

L'étude des diagnoses génériques actuellement définies pour les Madréporaires post-triasiques montre qu'aucune d'elles n'est en accord avec les caractéristiques microstructurales mises en évidence chez les types qui viennent d'être décrits dans ce chapitre. Il est donc proposé de les désigner par un terme approprié.

On ne doit pas se dissimuler que la nécessité de mettre en place une série de termes génériques incluant les caractères microstructuraux résulte (pour une part sans doute importante) de l'impossibilité matérielle de compléter les diagnoses des termes génériques anciens. Celles-ci en effet ont fréquemment été établies à partir de spécimens extrêmement défectueux du point de vue de l'étude interne, de telle sorte que les critères qui nous sont maintenant nécessaires ne peuvent y être recherchés. Ainsi, bon nombre de termes génériques établis pour des formes jurassiques, bien qu'entièrement valables du point de vue juridique, ne peuvent être utilisés pour une classification incluant les données microstructurales.

Définition de *Gablonzeria* nov. gen. (Espèce-type : *Isastraea major* Frech, 1890) :

— Colonies cérioïdes.

— Cloisons entièrement compactes, formées de trabécules parfaites en série monolinéaire. Les trabécules sont verticales à la périphérie des cloisons, elles s'inclinent très progressivement vers l'axe des polypiérites.

— Ornementation latérale formée de granules plus ou moins différenciés morphologiquement : ils peuvent être arrondis, spinuleux parfois infléchis en disposition pennulaire.

— Muraille, en continuité microstructurale avec les cloisons et présentant la même microstructure : éléments centrés verticaux, en série pratiquement linéaire.

Observation : Homogène sur le plan microstructural, l'ensemble réuni par cette définition présente une grande variété quant aux caractéristiques morphologiques des éléments qui le composent (surtout après l'adjonction des faunes triasiques issues des gisements de Turquie). Il sera donc très vraisemblablement démembré mais pour la première approche, que constitue cette étude, il semble préférable de lui conserver une signification assez extensive.

Genre **ELYSASTRAEA** Laube, 1865

(P. 261, pl. V, fig. 6)

L'analyse de Laube devait le conduire à isoler des colonies dendro-cérioïdes, dont la principale caractéristique morphologique réside dans la possession d'un anneau interne continu, concentrique à la muraille. Récusé par les auteurs ultérieurs (Volz et Frech placèrent l'espèce en synonymie avec *Isastraea haueri*), ce genre est remis en usage par

Vaughan et Wells (1943 : 158) qui le mettent en synonymie avec *Clausastraea* d'Orb. (Curieusement d'ailleurs, ces auteurs conservent *Elysastraea* Laube, 1865, alors que *Clausastraea* d'Orb. est de 1849.)

Quoi qu'il en soit, J. Alloiteau (1957 : 204) a montré que cette synonymie ne pouvait être acceptée, restituant définitivement sa validité au terme générique de Laube. De même, l'analyse ci-dessus montre que l'espèce en question correspond bien à un élément défini de la faune triasique, distinct de *I. haueri* avec laquelle Volz et Frech ont proposé de le placer.

Morphologie

Les figures de Laube mettent nettement en évidence les caractères morphologiques de cette forme, tout particulièrement la figure 6a. On doit signaler à ce sujet que le spécimen original est une colonie assez massive, et que le gisement de Seelandalp contient des spécimens chez lesquels l'aspect dendroïde est nettement plus accentué (cf. pl. XII, 1).

L'anneau de sclérenchyme donnant à ces colonies leur aspect distinctif (pl. XII, 3) n'est pas lié à la division des polypiérites, comme le pensait Laube. Il peut exister ou être absent indépendamment de la gemmation. Il s'agit d'un anneau parathécal plus ou moins continu et d'épaisseur irrégulière. Son développement correspond vraisemblablement à des phases de réjuvenescence car il est présent ou absent simultanément chez des polypiérites voisins quel que soit leur état de croissance. Le fait qu'il interrompe parfois un processus de gemmation en cours montre qu'il est indépendant de ce phénomène (pl. V, fig. 6a de Laube).

Microstructure

Les éléments radiaires, rectilignes ou légèrement flexueux sont édifiés par des trabécules parfaitement centrées, de fort diamètre (jusqu'à 200-230 μ). Ces trabécules sont toujours jointives, verticales dans la moitié périphérique des cloisons, assez faiblement inclinées axialement dans la région interne en série monolinéaire. Elles émettent latéralement et simultanément dans chaque espace interseptal des axes courts produisant de forts granules hémisphériques, très bien visibles morphologiquement et en lames minces (fig. 15).

Ce type de structure est également celui des éléments radiaires mineurs, même lorsqu'ils sont très courts.

A leur bordure périphérique ces cloisons s'insèrent sur une muraille toujours très forte, réalisée par fusion des cloisons et adjonction d'éléments centrés propres à la thèque.

A leurs bordures axiales, qui demeurent toujours assez épaisses, les cloisons peuvent également fusionner en un organe axial plus ou moins nettement défini. Sa présence n'est en effet qu'occasionnelle et ne semble pas devoir représenter un élément important de la structure de ces polypiérites.

Commentaire

Les caractères originaux de cette espèce dépassent largement les bases morphologiques sur lesquelles elle a tout d'abord été individualisée. L'anneau parathécal occasionnel ne représente en effet qu'une structure relativement peu significative auprès des caractères distinctifs qu'établit l'analyse des structures septales.

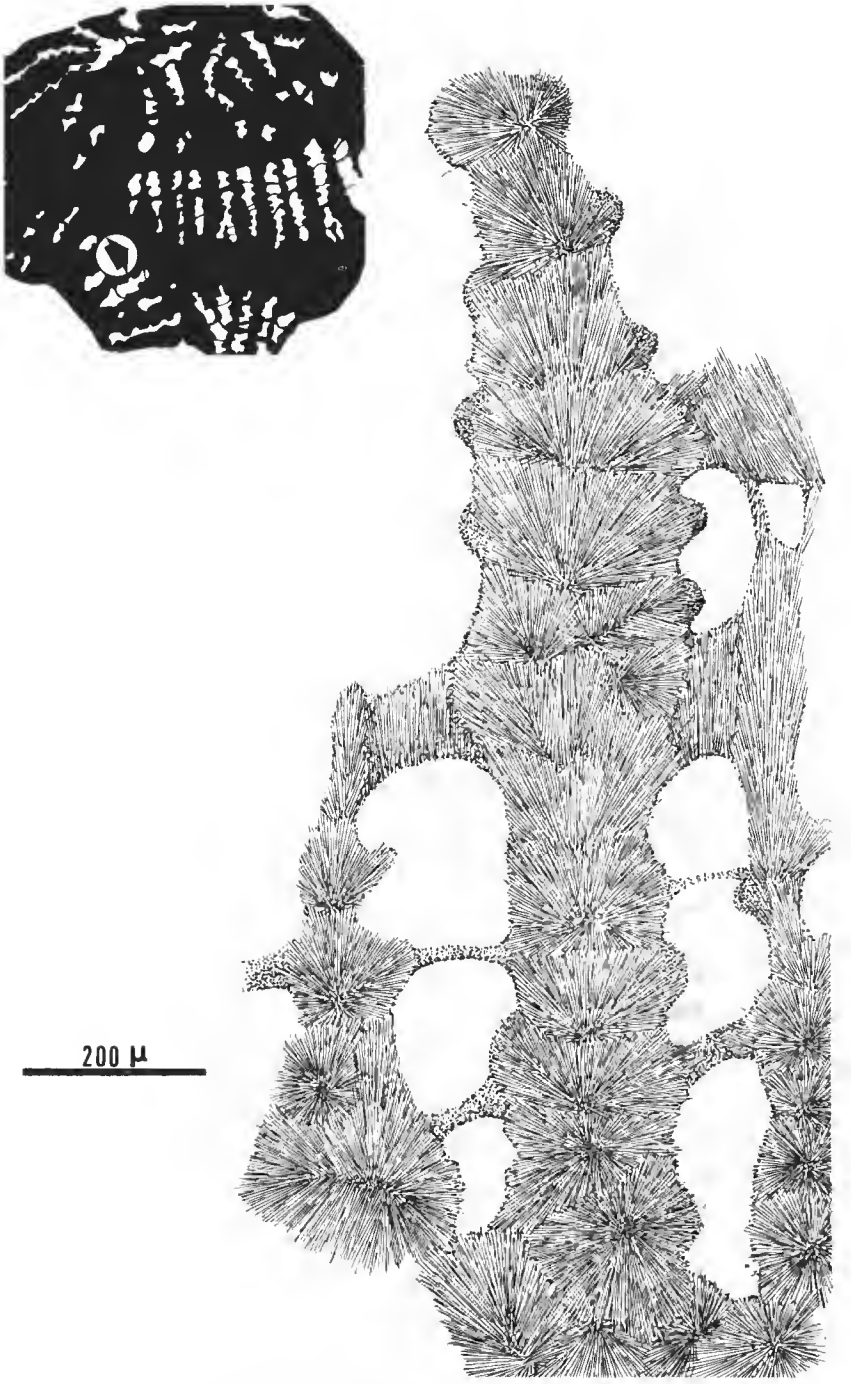


Fig. 15. — *Elysastraea fischeri* Laube.
Microstructure septale. Grosses trabécules verticales ou peu inclinées dans les bordures internes, produisant latéralement des granules hémisphériques bas.

Ainsi, les cloisons formées de trabécules parfaites subverticales ou peu inclinées, et surtout les modalités de production de l'ornementation latérale constituent des éléments qui justifient la distinction d'ordre générique établie par Laube.

De même, la synonymie proposée par Frech avec *I. haueri* ne peut également être maintenue. Bien que ces deux genres soient l'un et l'autre parfaitement trabéculaires, les caractères de leur ornementation latérale s'opposent là encore à leur pure et simple assimilation.

Proposition taxinomique

Le genre *Elysastraea* doit donc être maintenu, avec comme espèce-type *E. fischeri* Laube. Aux caractères morphologiques faisant partie de la diagnose originale, il est proposé d'ajouter les indications microstructurales suivantes :

— Cloisons entièrement compactes, en trabécules parfaites, verticales ou peu inclinées axialement.

— Ornementation latérale en granules hémisphériques produits par des axes courts émis de façon synchrone par les axes trabéculaires vers les espaces interseptaux.

— Muraille septo-thécale à éléments centrés autonomes.

B. — Isastrées et formes voisines *in* Volz (1896), avec la collaboration de Frech

Révisant la faune des Dolomites, ces deux auteurs reprennent pour l'essentiel les espèces établies par leurs prédécesseurs en les regroupant dans un genre *Isastraea* conçu de façon très extensive. Leur principal apport consiste dans la définition de deux termes génériques (dont un sous-genre), destinés à désigner des types non individualisés par les auteurs antérieurs. Apparaissent ainsi les termes *Margarastraea* (sous-genre de *Isastraea* pour Volz) et *Chorisastraea* Frech.

Sous-genre **MARGARASTRAEA** Frech, 1896

(P. 55, pl. V, fig. 7 a-d)

Espèce-type : *Margarastraea klipsteini* Frech.

Ces termes désignent des colonies cério-méandroïdes assez rares puisque l'échantillonnage original ne comportait que six spécimens. Dans les collections du Geologische Bundesanstalt n'en subsiste qu'un seul, ne faisant pas partie de la figuration initiale et se trouvant en effet en mauvais état (cf. pl. XII, 6). La définition de ce terme repose donc sur cet unique spécimen, dont la microstructure a pu être observée par une lame mince prélevée à la face inférieure.

Morphologie

Il s'agit de colonies répondant exactement à la définition du type cérioïde athéeal tel qu'on en a vu de nombreux exemples dans la première partie de cette étude. Les gros

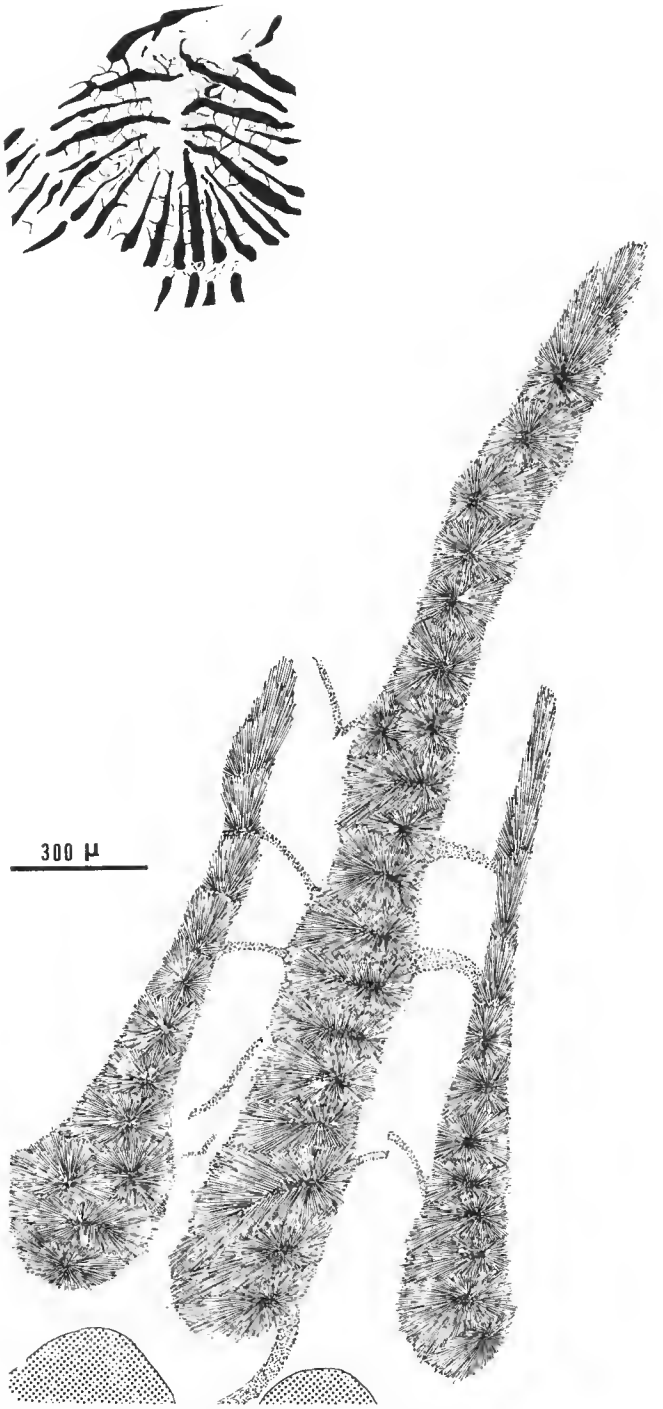


Fig. 16. — *Margarastraea klipsteini* Frech.
Microstructure septale.

polypiérites, parfaitement définis ne présentent en effet aucune structure thécale. L'observation de Frech sur la « mince muraille, jamais épaissie » correspond à l'existence d'éléments endothécaux insérés exactement à la limite des polypiérites, sur les bordures distales des cloisons relatives à deux polypiérites adjacents.

Les éléments radiaires sont forts, compacts et relativement espacés. De ce point de vue la figuration de Frech est très correcte.

Microstructure

Les cloisons sont édifiées par des trabécules centrées, aplaties, à disposition septale mais légèrement divergente : ainsi, à la bordure périphérique peut-on observer une légère inflexion des trabécules vers l'extérieur. Celle-ci demeure néanmoins faible et correspond bien à la figure 7 d de Frech (qui par ailleurs est défectueuse car elle présente un système divergent symétrique, ce qui n'est pas le cas dans le spécimen étudié).

Ces trabécules produisent latéralement des granules arrondis (cf. fig. 16) (signalés par Frech), mais qui demeurent peu élevés, et se trouvent encore atténués, dans les régions profondes des polypiérites, par un sclérenchyme secondaire qui rend les faces septales à peu près lisses (ce qui est le cas pour la coupe prélevée sur l'holotype).

Commentaire

Cette forme prend très naturellement place parmi les types à structure septale trabéculaire monolinéaire en septes simples ou très peu divergents, à trabécules subverticales. De ce point de vue, les indications microstructurales tirées de l'original de Frech permettent de compléter la diagnose proposée lors de la définition du sous-genre. Ces indications s'opposent d'ailleurs au classement de *Margarastraea* en tant que sous-genre de *Isastraea*, au sens actuel et au sens de Frech également. Les formes étudiées ci-dessus, avec leur structure septale fortement infléchie vers l'axe sont nettement distinctes de *Margarastraea* qui doit donc être entendu comme genre autonome.

Genre **CHORISASTRAEA** Frech, 1896

(P. 55)

Espèce-type : *C. benecke*i Frech.

Dans un travail antérieur (Cuif, 1968), j'ai pu montrer, par la comparaison des figurations et des spécimens originaux, que ces termes avaient été définis de façon tout à fait inadéquate, à la suite d'une série de confusions. La collection de Vienne conserve sous le numéro 4428 un spécimen original de Frech, à partir duquel certains éléments de la description initiale semblent avoir été établis. Il est donc proposé de considérer ce spécimen comme type, exclusion étant faite des échantillons figurés planche V, 2 et 2 a, b par Laube, qui appartiennent à *Thecosmilia granulata* (Klipstein).

Morphologie

Le spécimen 4428 et les échantillons complémentaires recueillis sur les gisements-types correspondent à des colonies d'assez fortes dimensions, irrégulièrement cérioïdes

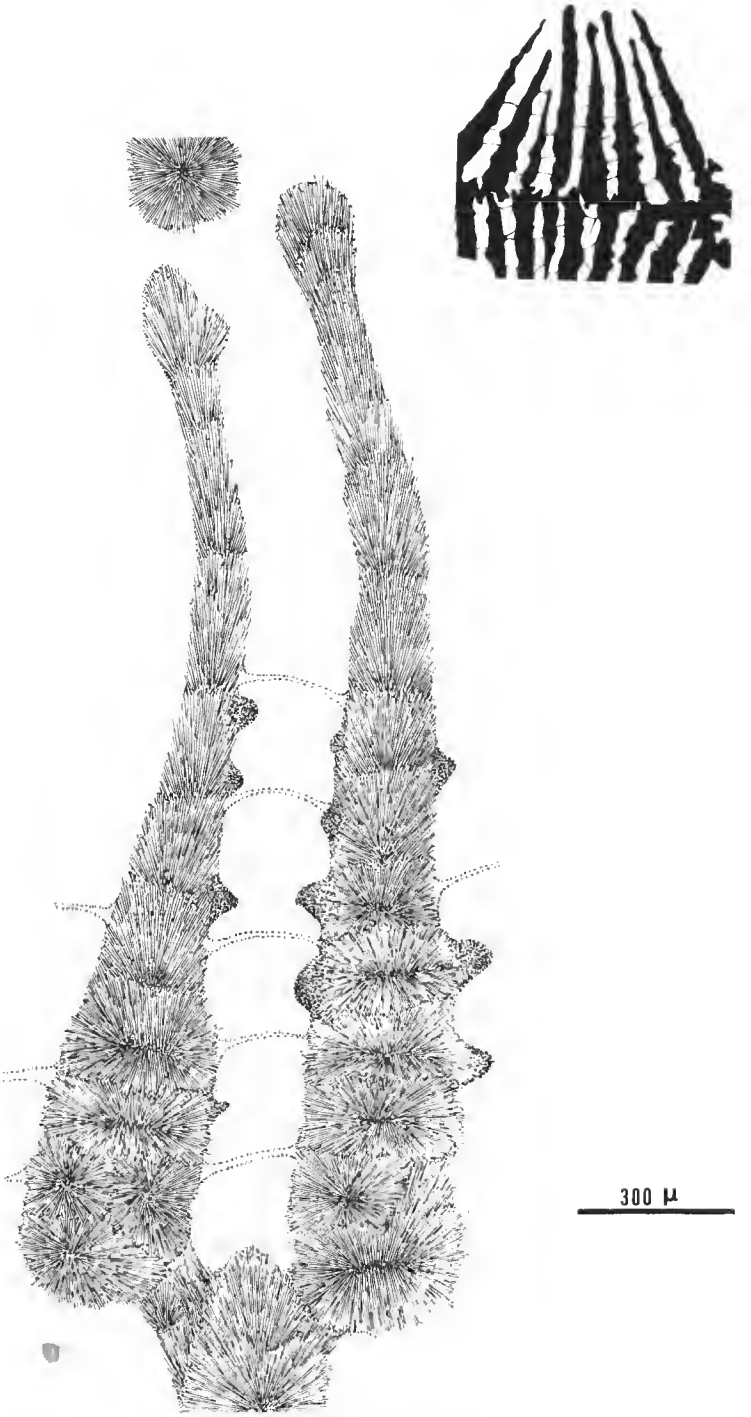


Fig. 17. — *Chorisastraea beneckei* Frech.
Microstructure septale.

(pl. XIII, 1), construites par des polypiérites pouvant atteindre 6-7 mm de plus grand axe, et même 10-12 dans leur phase de gemmation.

Ces polypiérites sont nettement circonscrits par une muraille qui demeure mince mais très nette. Les dépressions calicinales sont peu accentuées : bords distaux des septes inclinés en pente douce vers le centre où ils déterminent une fossette punctiforme ou peu allongée.

Les éléments radiaires sont des septes simples, épais et toujours compacts, en général très droits. Ils ne sont légèrement flexueux qu'en période de gemmation. Leur épaisseur atteint 230-250 μ à la périphérie des calices. Elle décroît régulièrement vers le centre, mais reste toujours forte. La bordure axiale est légèrement rhopaloïde, mais de façon peu accentuée en général.

L'ornementation latérale est formée de granules hémisphériques bien développés, disposés en rangées irrégulières, et très grossièrement parallèles entre elles. Leur disposition générale correspond à la description de Frech. Ces rangées sont distantes de 0,2 à 0,3 mm, et on doit noter la forte irrégularité de leur disposition. Elles sont fréquemment mal définies, et leur parallélisme, sur une même face septale, tout à fait approximatif (pl. XIII, 2).

Les bords internes émettent parfois des prolongements styliformes visibles seulement dans les régions profondes des calices. Ils n'apparaissent généralement pas à l'observation superficielle.

Les bords externes des cloisons, épais et arrondis, entrent plus ou moins en contact pour former la structure thécale. Celle-ci peut être assez faible, le contact entre cloisons proprement dites n'étant pas réalisé (cas figuré en fig. 17). Lorsqu'il existe, la muraille ne devient jamais très forte.

Microstructure

Les septes sont édifiés par des trabécules parfaites, toujours jointives, disposées en série linéaire simple. Elles sont généralement aplaties transversalement, compte tenu de la très forte épaisseur des cloisons. Ces trabécules émettent latéralement, de façon synchrone, des axes courts latéraux qui produisent dans les espaces interseptaux les granules hémisphériques signalés ci-dessus (cf. pl. XIII, 4).

Les prolongements styliformes signalés dans la description morphologique correspondent à des tiges monotrabéculaires issues des bordures septales internes, et redressées dans la cavité axiale. La structure qu'elles édifient est toujours très peu importante, et fait même fréquemment défaut.

Gemmation

L'étude des lames minces sériées montre que les premiers signes de la gemmation apparaissent au stade 55-60 cloisons. Dans le cas le plus simple, il s'agit d'une bipartition au cours de laquelle deux cloisons diamétralement opposées entrent en contact, puis s'infléchissent chacune vers les centres secondaires des cavités qu'elles viennent de définir. On observe ensuite qu'au cours de la croissance verticale les insertions des cloisons immédiatement voisines de celles qui forment le plan de partage de la cavité initiale se déplacent

progressivement vers l'intérieur, complétant ainsi l'appareil septal des deux calices secondaires.

L'observation montre que ce processus de développement centripète d'un faisceau septal peut se réaliser de façon unilatérale. Il n'entre pas alors en contact avec une structure équivalente lui faisant vis-à-vis, et amorce ainsi la formation d'une série méandroïde. Toutefois chez cette forme, ce processus n'atteint pas un grand développement et le cloisonnement des séries calicinales ainsi amorcées intervient rapidement.

Cette observation montre néanmoins comment une espèce encore entièrement cérioïde (cf. pl. XIII, 1) présente déjà dans son processus de gemmation une possibilité d'orientation vers le type méandroïde.

Proposition taxinomique

Le genre *Chorisastraea* tel que Frech l'a utilisé pour cette forme est donc doublement inadapté. D'une part Frech incluait dans son échantillonnage original des spécimens appartenant à un tout autre type structural, bien défini. D'autre part, le terme *Chorisastraea* a été utilisé de multiples fois, avec des acceptions très diverses. J. Alloiteau (1957 : 240) a montré que son premier emploi par de Fromentel (1861 : 163) le faisait immédiatement rentrer en synonymie avec *Latomeandra* Edw. et H. De plus, ce terme a été diversement entendu par Etallon, puis par Beck et Milaschevitch.

Il est donc proposé d'utiliser pour le spécimen 4428 de Vienne un terme générique propre, *Beneckastraea*, aver comme espèce-type *Beneckastraea beneckei* (Frech), et les caractères génériques suivants :

— Colonies cérioïdes.

— Éléments radiaires, droits, compacts, porteurs d'une ornementation latérale granulaire en rangées irrégulières, convexes vers le haut.

— Cloisons à trabécules centrées, en rangée monolinéaire, à disposition septale simple, peu infléchies vers le bas.

— Trabécules émettant synchroniquement des axes latéraux courts produisant les granules hémisphériques des faces latérales.

— Muraille faible mais continue, par simple contact des bordures périphériques des cloisons.

C. Formes cério-méandroïdes du Trias de Turquie

De même que dans les gisements classiques des Dolomites ou du Salzkammergut, les formes cério-méandroïdes jouent un rôle très important dans la faune des gisements de Turquie. Le nombre, la variété et les dimensions des colonies y sont même plus importants encore. Les quelques formes présentées ci-dessous, en établissant les caractères microstructuraux des principaux composants de cette catégorie de polypiers, fournissent des renseignements très concordants avec les hypothèses formulées à la suite de l'analyse des autres groupes :

— Existence de rapports faunistiques très étroits entre la faune des Madréporaires du Carnien des Dolomites et celle du Norien inférieur de Turquie.

— Existence de séries morphologiques plus ou moins complètes formées de polypiers édifiés à partir d'un plan septal déterminé.

Observation préliminaire.

Dans la classification actuelle, le passage d'un type morphologique à l'autre est exprimé, sur le plan taxinomique, par une différence d'ordre générique. Le très classique exemple concernant les genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia* est tout à fait représentatif de ce genre de rapports : le second terme ne diffère du premier que par son caractère dendroïde, tous les autres éléments structuraux étant par ailleurs identiques.

Même si l'existence de formes intermédiaires non ramifiées mais déjà polycentriques incite à se demander si une distinction d'ordre générique est bien la plus adaptée à l'expression des rapports entre ces deux termes morphologiques, la conception actuelle implique que les séries morphologiques qui apparaissent progressivement au cours de cette étude doivent être désignées par des termes du groupe famille.

C'est à partir de ce schéma que sont représentés les polypiers décrits ci-dessous : chaque fois que des rapports structuraux précis apparaissent entre eux et des types précédemment décrits, ces derniers sont utilisés comme point de référence, constituant ainsi l'amorce des taxons supragénériques qui seront utilisés dans l'essai de systématique vers lequel tendent ces recherches.

Groupe *PROTOHETERASTRAEA*

Défini dans les Dolomites, le genre *Protoheterastraea* Wells, 1937, est également représenté dans les gisements de l'Alakir Cay par une forme bien différenciée de l'espèce-type du genre, mais dendroïde comme elle. Ces mêmes gisements contiennent également une forme cérioïde, dont chaque polypiérite présente la plus exacte correspondance avec ceux des formes dendroïdes.

CERIOHETERASTRAEA nov. gen.

Espèce-type : *C. cerioidea* n. sp.

Morphologie

Les Madréporaires désignés par ces termes constituent des colonies massives, édifiées par des polypiérites prismatiques polygonaux irréguliers, mais toujours parfaitement jointifs.

Leurs paramètres morphologiques sont très peu caractéristiques. D'une taille moyenne (diamètre maximal 8 à 10 mm), ils sont délimités par une muraille constante mais relativement peu développée (1 mm d'épaisseur en moyenne). Sur cette muraille mince s'insèrent des cloisons également fines, généralement rectilignes et très régulièrement atténuées vers l'axe, se terminant par des bords aigus, toujours libres entre eux. Les faces latérales sont pratiquement dépourvues d'ornementation.

Aucune structure axiale n'est présentée et l'endothèque, uniquement dissépimentaire, n'offre pas de particularité notable.

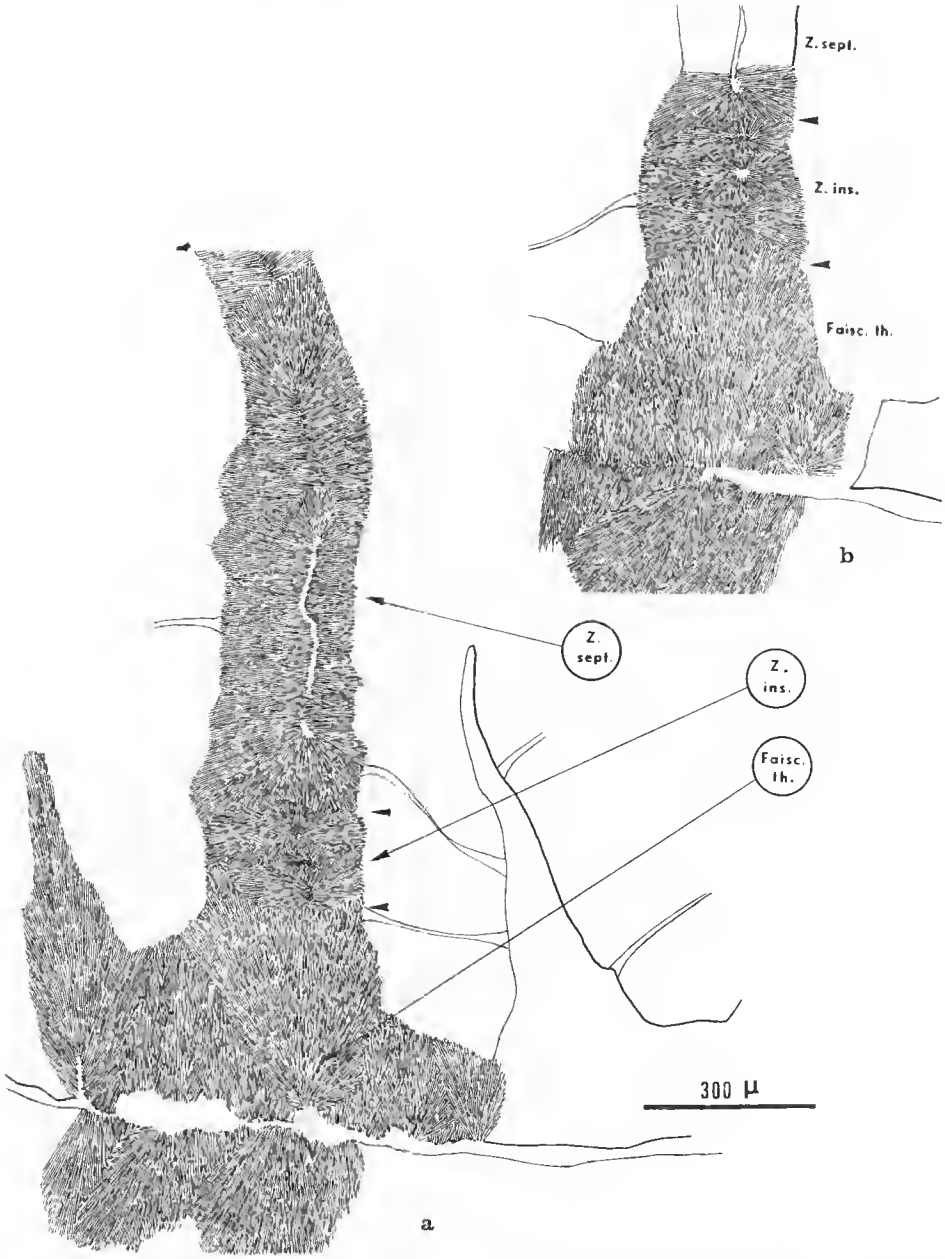


Fig. 18. — *Cerioheterastraea cerioidea* nov. gen. nov. sp.
Microstructure septale. Notez le strict parallélisme entre les trois constituants essentiels de ces polypiérites — faisceaux fibreux de la thèque (Faisc. th.), zone d'insertion des cloisons majeures (Z. ins.) et lames septales (Z. sept.) avec les structures qui ont été décrites chez les Protoheterastraea des Dolomites et de Turquie.

Microstructure thécale et septale

La recherche des caractéristiques microstructurales de cette forme peu différenciée morphologiquement permet au contraire d'établir que ces deux constituants fondamentaux (muraille et structure thécale) ont des caractéristiques tout à fait particulières.

La thèque est composée de deux moitiés symétriques et opposées, formées chacune d'éléments fibreux centrés et parfaitement jointifs par leurs faces latérales. Les centres de convergence relatifs à chacun d'eux sont tous situés sur la ligne médiane par laquelle s'opposent les deux couches compactes ainsi formées. Ces éléments fibro-radiés ont donc une croissance centripète. La majorité d'entre eux demeurent indifférenciés, mais certains se prolongent dans la cavité générale en lames radiaires formées de sclérenchyme fibreux continu. Cette différenciation ne conduit toutefois qu'à la formation d'éléments radiaires mineurs. On peut également observer que, de façon très constante, les éléments radiaires majeurs s'insèrent sur des faisceaux thécaux particulièrement développés, faisant légèrement saillie dans la cavité générale (cf. fig. 18 a et b : Faisc. th.).

Ces cloisons majeures présentent une différenciation en deux zones :

— Une zone d'insertion (fig. 18 : Z. ins.), constituée de quelques centres de convergence, très petits mais parfaitement définis et constants, qui prennent toujours appui sur un faisceau thécal hypertrophié.

Cette zone constitue donc un intermédiaire entre la structure thécale et la lame septale proprement dite.

— Une zone septale (fig. 18 : Z. sept.), formée d'un petit nombre de segments rectilignes et continus, jointifs bout à bout.

Cette microstructure est très exactement comparable à celle qui a été décrite chez les deux espèces connues de *Protoheterastraea*. La similitude apparaissant ainsi est confirmée par les caractéristiques histologiques des segments successifs constituant les éléments radiaires. Comme chez *P. leonhardi* et *P. alakirensis*, ces segments sont constitués de sclérenchyme fibreux indifférencié : faisceaux très aigus insérés normalement à un plan médio-septal continu dans chaque segment.

Corrélativement à cette absence de différenciation du sclérenchyme septal l'ornementation latérale des cloisons est très peu développée, pratiquement inapparente du point de vue morphologique. Parfois, un faisceau exceptionnellement plus développé détermine un léger bombement dans l'espace interseptal, mais il s'agit toujours d'une disposition occasionnelle, indépendante de toute ornementation régulièrement différenciée.

Gemmation

La gemmation des polypiérites de *Cerioheterastraea* se réalise par la mise en place en position axiale d'un diaphragme inséré sur deux cloisons majeures diamétralement opposées (cf. pl. XIV, 2). A partir de ce diaphragme vont se différencier des cloisons néoformées en direction des deux centres secondaires ainsi isolés. Pendant ce temps, les cloisons majeures servant d'insertion à cet ensemble régressent et la croissance centrifuge du plan de bipartition l'amène au contact de la structure thécale du calice initial, achevant ainsi le processus de division.

Les caractéristiques de ce phénomène sont donc exactement comparables, chez cette forme cérioïde, à celles qui ont été mises en évidence chez les formes dendroïdes, et en particulier chez l'espèce-type du genre *Protoheterastraea* (cf. Cuif, 1972 : 264).

Proposition taxinomique

Il est proposé de nommer *Cerioheterastraea* les polypiers présentant les caractéristiques suivantes :

— Colonies cérioïdes.

— Structure thécale formée d'éléments centrés jointifs à croissance centripète, constituant deux lames jointives opposées. Ces éléments centrés peuvent se différencier en cloisons mineures.

— Cloisons majeures insérées sur la thèque, à l'édification de laquelle elles ne participent pas. Cette insertion est réalisée par une zone spéciale bien différenciée, formée de petits sclérodermites centrés.

— Lame septale formée de segments jointifs bout à bout, chacun d'eux étant formé de sclérenchyme fibreux indifférencié.

— Absence d'ornementation latérale.

— Division par mise en place d'un massif de sclérenchyme en position axiale, inséré sur deux cloisons opposées, à partir duquel vont se différencier les cloisons néoformées.

L'espèce-type de ce genre est dénommée *C. cerioidea*. Ses caractères sont fournis par la description ci-dessus.

Commentaires

En premier lieu, l'existence chez une forme cérioïde de particularités structurales et fonctionnelles déjà relevées chez des espèces dendroïdes confirme à nouveau la possibilité de réaliser des groupements supragénériques à partir de séries morphologiques établies sur de telles bases. L'exemple présenté ici est encore beaucoup plus net lorsqu'on remarque que la forme cérioïde (*Cerioheterastraea*) présente des affinités plus accusées avec l'espèce dendroïde contenue dans les mêmes gisements (*P. alakirensis*) qu'avec l'espèce-type du genre *Protoheterastraea*, qui est connue des Dolomites. (La similitude des polypiérites de *C. cerioidea* et *P. alakirensis* est même telle qu'on peut se demander si une distinction d'ordre générique est bien la plus adaptée à la représentation de leurs différences.)

Sur un plan plus général, les particularités structurales mises en évidence dans l'ensemble désigné ici sous le nom de « groupe *Protoheterastraea* » confirment l'existence d'un taxon beaucoup plus vaste, que j'ai proposé par ailleurs de désigner par le terme de *Pachythecalidae* (1975 : 178). La constitution de la muraille, celle des cloisons et les rapports de ces deux composants fondamentaux sont schématiquement identiques chez les formes-types de cette famille (« groupe *Pachythecalis* ») et chez celles du groupe *Protoheterastraea*.

Les différences observables portent principalement sur la morphologie des faisceaux thécaux (mais non sur le principe de leur disposition), et sur les modalités de la gemmation (cf. Cuif, 1975 : 172).

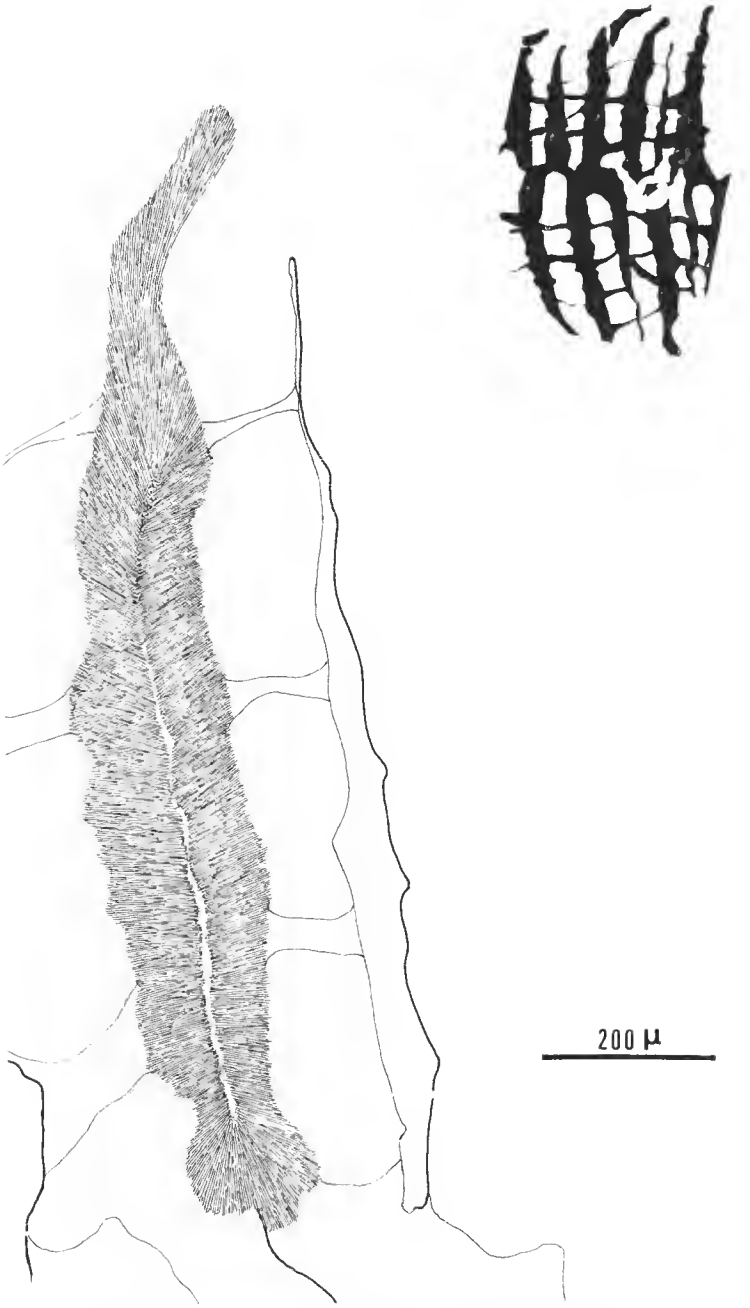


Fig. 19. — *Meandrovolzeia serialis* nov. gen. nov. sp.
Microstructure septale en sclérenchyme fibreux totalement indifférencié.

Groupe *VOLZEIA*

Connu dans les Dolomites où il est défini à partir de *Thecosmilia badiotica* Volz, 1896, ce genre n'a pas été jusqu'ici individualisé dans la faune des gisements de Turquie. Ceux-ci renferment néanmoins une forme cério-méandroïde dont les cloisons présentent des caractéristiques microstructurales tout à fait comparables à celles qui ont été relevées chez l'espèce-type du genre dendroïde.

MEANDROVOLZEIA nov. gen.
(Pl. XIV, 3)

Espèce-type : *M. serialis* nov. sp.

Morphologie

Les polypiers réunis sous ce terme édifient des colonies en lames épaisses, à la surface desquelles on peut observer des séries calicinales rectilignes ou peu contournées, limitées par de très minces murailles. Larges de 1 cm environ, ces séries ne présentent pas de caractéristiques morphologiques accusées : les cloisons sont compactes, rectilignes ou peu incurvées vers les centres. Elles sont dépourvues d'ornementation morphologiquement apparente.

Microstructure

Cette absence d'ornementation latérale est corrélative d'une microstructure septale complètement indifférenciée. Les fibres du sclérenchyme sont insérées normalement à un plan médio-septal parfaitement continu d'une extrémité à l'autre des cloisons (fig. 19). Le type microstructural ainsi réalisé est exactement comparable à celui qui peut être observé chez *Volzeia badiotica* (Volz) (cf. Cuif, 1974 : 346). La correspondance se prolonge même par l'existence chez le type décrit ici de centres de convergence très occasionnels, tout à fait comparables à ceux qui existent chez la forme dendroïde. Notons toutefois l'absence complète des granules latéraux qui pouvaient prendre un développement important chez les *Volzeia*.

L'observation microstructurale montre également que chez cette forme méandroïde la structure thécale est très régressée. La très mince muraille observée morphologiquement est généralement formée par des expansions issues des bords périphériques des cloisons, qui se rejoignent en laissant entre elles de très fréquentes lacunes. Cette disposition constitue un élément différentiel important par rapport au genre *Volzeia*. Il n'y a plus ici de structure thécale propre, exception faite de quelques éléments centrés s'ajoutant aux expansions issues des cloisons, et qui pourraient représenter des vestiges de l'épaisse muraille fibro-radiaire qui était présente chez la forme dendroïde.

L'endothèque est abondante et régulièrement répartie, uniquement dissépimentaire.

Il n'existe aucune structure axiale.

Proposition taxinomique

Il est proposé de désigner par le terme *Meandrovolzeia* les polypiers présentant les caractères suivants :

— Colonies massives à séries méandroïdes.

— Cloisons compactes édifiées par un tissu fibreux indifférencié, inséré sur un plan médio-septal continu. Très rares faisceaux de convergence. Absence d'ornementation septale régulière.

— Structure thécale très mince, lacunaire, formée principalement par des expansions issues des bordures périphériques des éléments radiaires.

Ce terme générique est établi avec comme espèce-type *M. serialis* nov. sp., dont les caractères sont indiqués dans la description ci-dessus.

Du point de vue des microstructures septales les rapports de ce genre avec *Volzeia* sont très nets, mais on ne retrouve pas ici la parfaite correspondance qui existe entre les polypiérites des formes dendroïdes et cérioïdes analysées ci-dessus (groupe *Protoheterastraea*). En effet, la dégradation de la structure thécale est telle qu'on ne peut passer du type dendroïde au type cérioïde par un simple groupement des polypiérites.

Groupe *DISTICHOPHYLLIA*

Les madréporaires cério-méandroïdes du Norien de Turquie comportent également des formes chez lesquelles le sclérenchyme septal est organisé en éléments centrés insérés de façon alterne de part et d'autre d'un plan médio-septal ondulé mais continu. Ce type structural a été mis en évidence à plusieurs reprises chez des formes solitaires (par exemple *Montlivaltia*) ou dendroïdes (par exemple *Thecosmilia*) du Trias des Alpes, avec des modalités de réalisation assez diverses. La plus caractéristique est représentée par le *Distichophyllia* (*Montlivaltia*) *norica* Frech, dont l'évolution microstructurale au cours de l'ontogenèse est maintenant bien connue (Cuif, 1974 : 307). L'existence de microstructures septales comparables a déjà été mise en évidence dans les faunes de Turquie à propos de formes dendroïdes du genre *Retiophyllia* (Cuif, 1974 : 370). Leur observation chez des formes cério-méandroïdes suggère qu'un processus évolutif conduisant à la réalisation de séries morphologiques complètes est également intervenu chez ce type structural.

DISTICHOMEANDRA nov. gen.
(Pl. XIV, 4)

Espèce-type : *D. spinosa* nov. sp.

Morphologie

Bien que les séries calicinales y soient plus courtes, cette forme est très nettement homéomorphe de la précédente. Insérées normalement à une fine lame thécale sinueuse mais continue on observe des cloisons compactes, rectilignes, régulièrement atténuées vers

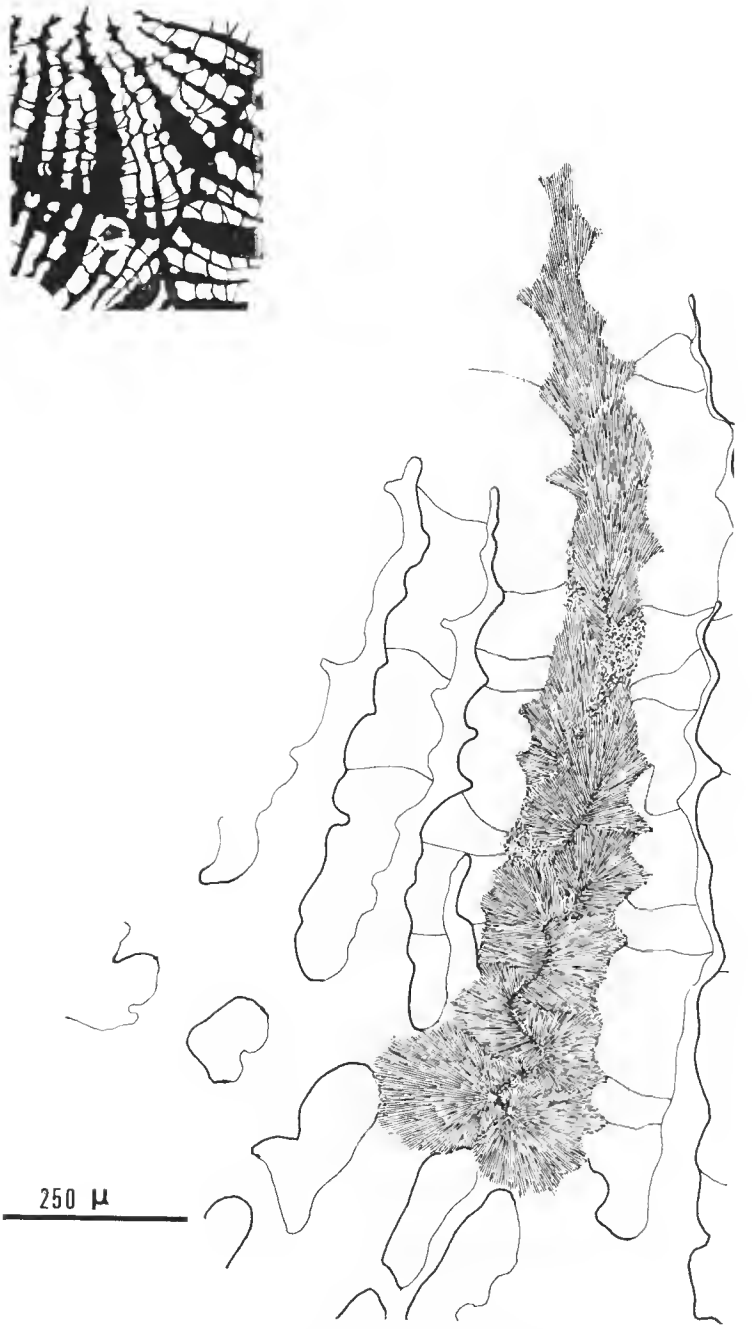


Fig. 20. — *Distichomeandra spinosa* nov. gen. nov. sp.
Microstructure septale en faisceaux distincts, alternant de part et d'autre d'une zone médio-septale irrégulière.

l'axe et porteuses d'une ornementation de granules aigus peu développés. La seule différence notable avec le type précédent (du point de vue morphologique) réside dans une nette différenciation des divers ordres de cloisons constituant l'appareil septal. On distingue ici très nettement les septes majeurs, très épais, des éléments radiaires de second et troisième ordre, beaucoup plus grêles (cf. pl. XIV, 4).

Microstructure

La microstructure septale permet au contraire une distinction nette de ces deux types homéomorphes. Les cloisons majeures sont édifiées à partir d'un plan médio-septal fortement ondulé, sur lequel s'insèrent des faisceaux fibreux nettement définis, parfois presque sphérolitiques (cf. fig. 20).

De direction perpendiculaire aux parois septales à l'extrême bord périphérique, ces faisceaux s'inclinent rapidement vers l'axe à mesure qu'ils progressent vers le bord distal. La structure de ces éléments radiaires est donc fondamentalement un septe.

Ces éléments alternes émettent irrégulièrement de petits granules indifférenciés peu élevés, toujours plus développés sur les bordures internes des cloisons.

Comme c'est très fréquemment le cas dans les faunes étudiées, les septes mineurs sont beaucoup moins différenciés. Leur structure est encore proche de la zone médio-septale fondamentale. Cette disposition est tout à fait comparable à celle qui a été mise en évidence chez *Distichophyllia norica*, où j'ai pu montrer que la bordure distale des cloisons majeures était exactement comparable aux septes mineurs qui se forment plus tardivement au cours de l'ontogenèse.

De même que dans cette espèce d'ailleurs, les ondulations alternes des cloisons mineures correspondent à celles de la zone médio-septale initiale à partir de laquelle se différencient les éléments plus ou moins centrés qui n'apparaissent que chez les septes majeurs.

Généralement septo-thécale par contact des bordures périphériques des cloisons, la structure thécale peut également comporter des éléments centrés qui lui sont propres, plus ou moins nettement définis.

Proposition taxinomique

Le terme *Distichomeandra* est proposé pour désigner les polypiers présentant les caractéristiques suivantes :

— Colonies cério-méandroïdes : les séries calicinales demeurent courtes.

— Cloisons compactes édifiées par des éléments plus ou moins centrés, alternes de part et d'autre d'un plan médio-septal continu.

— Structure thécale bien définie et constante, septothécale ou édifiée à partir d'éléments centrés autonomes.

L'espèce-type de ce genre est dénommée *D. spinosa*, en rapport avec l'ornementation formée de granules aigus, bien visibles aux bordures internes latérales des cloisons. Ses caractéristiques correspondent à la description ci-dessus.

D. — Types cério-méandroïdes à microstructure septale trabéculaire

Cet ensemble représente la majeure partie des Madréporaires coloniaux massifs de la faune contenue dans les gisements du Norien du Taurus. En particulier, le premier exemple cité ci-dessous constitue, par le nombre et le volume des colonies qu'il édifie, le plus important organisme constructeur de ces formations.

Mais l'intérêt de ces faunes cérioïdes et méandroïdes réside surtout dans la possibilité d'établir une nouvelle fois le parallélisme des directions évolutives chez les divers types structuraux de Madréporaires triasiques, en même temps que les rapports existant entre les faunes des Alpes et celles de Turquie.

Groupe *GABLONZERIA*

Parmi les formes qui répondent à la définition de ce terme générique (cf. ci-dessus p. 118), les deux exemples présentés ci-dessous illustrent de façon très nette la notion d'évolution morphologique à partir d'un type de structure septale. Entre ces deux termes, la seule différence réside en effet dans la dégradation de la structure thécale. Les modalités de cette évolution, très bien analysables en lames minces, montrent également que, même chez des formes morphologiquement très éloignées, les distinctions d'ordre générique doivent demeurer subordonnées aux indications d'ordre microstructural.

Gablonzeria reussi nov. sp.

Cette espèce, très abondante dans les gisements de l'Alakir Cay édifie de fortes colonies cérioïdes chez lesquelles les polypiérites sont parfaitement définis. De contours assez flexueux, ils présentent une tendance nette à la formation de séries polycentriques, qui ne deviennent cependant pas méandroïdes.

Bien qu'elle soit toujours présente, on note que le développement de la thèque est très variable. Épaisse chez les calices simples, elle s'amincit beaucoup dans les séries calicinales les plus allongées (et ceci chez un même spécimen).

Les caractères morphologiques des cloisons sont extrêmement peu accusés. L'absence d'organe axial et de particularité concernant l'endothèque font de cette forme une des moins différenciables du point de vue morphologique.

L'analyse microstructurale montre nettement l'appartenance de cette forme au genre défini dans le Norien supérieur (Rhétien) de Styrie. On observe en effet (cf. fig. 21) une microstructure septale en trabécules parfaites et entièrement jointives, verticales à la périphérie des cloisons, infléchies vers l'axe dans leur moitié interne.

Les cloisons mineures, beaucoup plus réduites, présentent la même organisation.

En conformité également avec la diagnose générique du terme *Gablonzeria*, on observe des éléments centrés verticaux qui constituent la muraille, s'ajoutant aux trabécules de la

Fig. 21. — *Gablonzeria reussi* nov. sp.
Microstructure septale en trabécules parfaitement centrées, en série monolinéaire simple. Notez la micro structure thécale identique à celle des cloisons.

périphérie des cloisons, auxquelles ils sont parfaitement accolés. Les variations d'épaisseur de la structure thécale signalées ci-dessus proviennent du plus ou moins grand développement d'un sclérenchyme secondaire, mais ne font intervenir aucune modification structurale.

L'ornementation latérale des cloisons est peu développée. Elle consiste en faisceaux issus des axes trabéculaires, produisant des granules arrondis et bas, disposés sans régularité apparente.

Alors que d'évidentes différences morphologiques inciteraient à éloigner fortement cette forme de l'espèce-type du genre *Gablonzeria*, les données microstructurales suggèrent leur rapprochement (avec toutefois les remarques formulées ci-dessus). Cet état de choses est encore plus net en ce qui concerne le terme suivant.

Gablonzeria meandriformis nov. sp.

Avec les spécimens désignés par ce terme, l'aspect des sections transversales s'oriente très nettement vers le type méandroïde. Les calices demeurent encore bien délimités, mais la structure thécale présente fréquemment des lacunes mettant en communication les cavités générales de polypiérites adjacents.

Cet état de choses ne représente en fait que l'accentuation des variations d'épaisseur que l'on pouvait observer dans la structure thécale du type précédent. Ces variations sont également présentes ici : l'existence de zones thécales bien développées, suivies de secteurs où la muraille est mince ou lacunaire, accentue encore l'aspect méandroïde des sections.

Microstructure

Le classement de ces deux formes dans le même terme générique ne serait toutefois pas envisageable sur la seule base des données morphologiques, et c'est l'observation microstructurale qui joue le rôle déterminant dans leur rapprochement.

On constate en effet que les cloisons et la structure thécale elle-même, malgré ses modifications morphologiques, conservent les mêmes caractéristiques structurales.

— Cloisons : trabécules parfaitement centrées, verticales dans la moitié externe, infléchies vers l'axe au bord interne. La production de rares faisceaux à direction interseptale, donnant des granules arrondis et bas, constitue un autre point de similitude avec l'espèce précédente.

— Muraille : formée aussi, comme ci-dessus, d'éléments centrés verticaux, en continuité avec la bordure périphérique des cloisons. La structure en est donc fondamentalement identique à celle de *Gablonzeria reussi*. Son extrême étirement cause l'amincissement puis la formation des lacunes observées en lames minces, mais ne détermine aucune modification microstructurale (cf. fig. 22).

Commentaire

L'analyse microstructurale montre que les importantes différences morphologiques séparant ces deux espèces des gisements de Turquie ne sont nullement confirmées par des

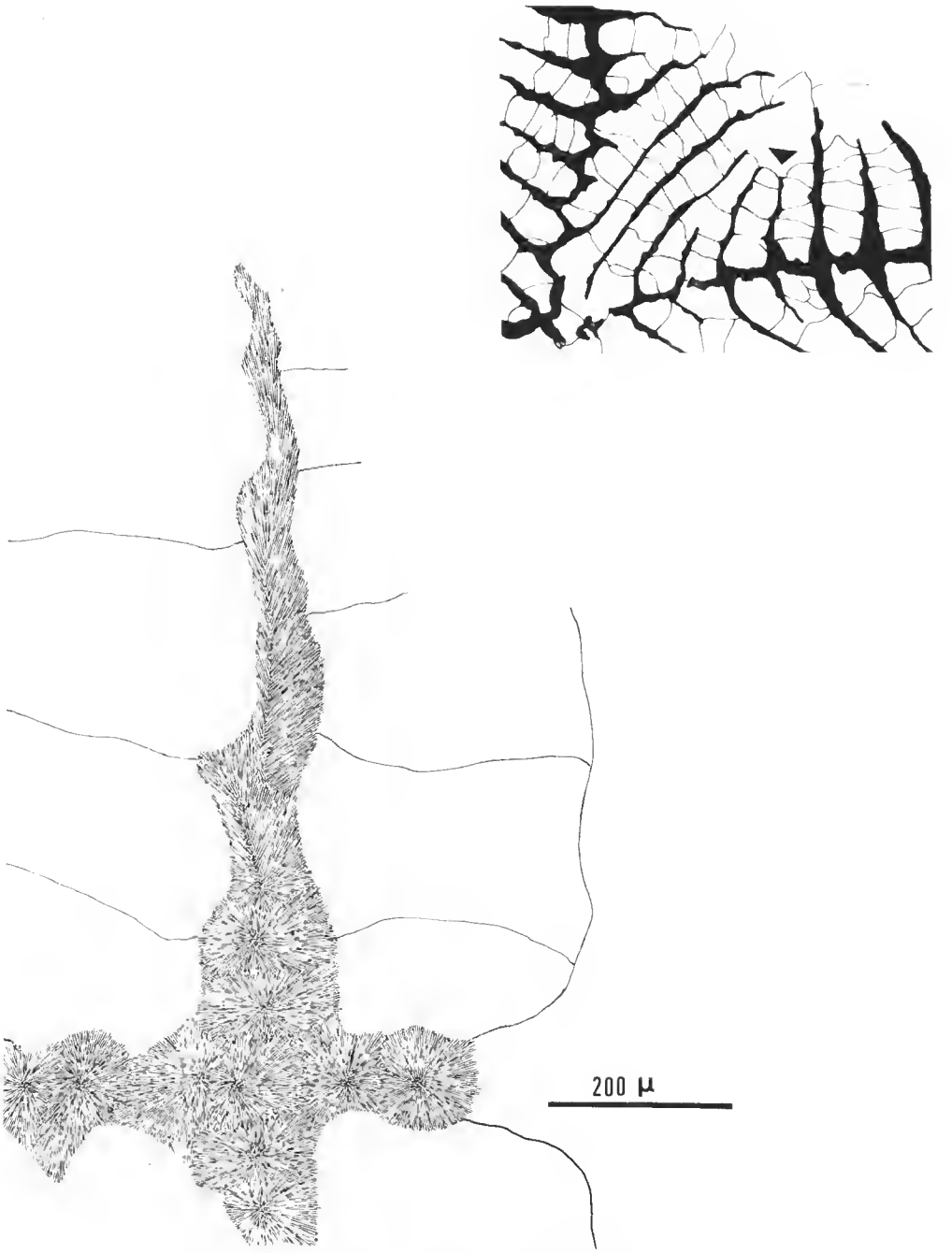


Fig. 22. — *Gablonzeria meandriformis* nov. sp.
Identité microstructurale avec l'espèce précédente, mais très fortes différences morphologiques.

différences structurales équivalentes. Bien au contraire, on peut concevoir le passage de l'une à l'autre par le simple étirement de la structure thécale, phénomène dont le caractère progressif est évident ici : le stade ainsi décrit sous le terme *meandriformis* peut ne représenter qu'une étape de ce phénomène.

Cette constatation illustre à nouveau combien la morphologie est susceptible d'une évolution plus rapide que la microstructure, rapports qui doivent de toute évidence se traduire dans la hiérarchie taxinomique. Quelle que soit la difficulté de placer alors la coupure d'ordre générique, la réalité du phénomène d'évolution morphologique à partir de structures septales définies apparaît à nouveau dans cet exemple.

Groupe *STUORESIA*

Stuoresia cerioidea nov. sp.

Le genre *Stuoresia*, défini à partir de *Isastraea* (*Maeandrina*) *bronni* (Klipstein), fournit un autre exemple du même phénomène. L'espèce-type du genre est cério-méandroïde, l'espèce présente dans les gisements de Turquie est purement cérioïde.

Il s'agit de fortes colonies chez lesquelles les polypiérites très nettement circonscrits (pl. XIV, 7) ne forment jamais de séries calicinales, même courtes. Les cloisons compactes (fig. 23) présentent une microstructure et une ornementation latérale exactement identiques à celle qui a été observée chez l'espèce-type du genre (cf. Cuif, 1975 : 105).

La seule différence avec celle-ci réside dans les modalités de la gemmation. On a vu que chez *Stuoresia bronni* la formation des séries méandroïdes se réalise par le développement centripète d'un élément polyseptal ramifié, dont la croissance s'effectue en même temps que l'étirement du calice initial (cf. ci-dessus, pl. VII, 1 à 9).

Ici, le début du phénomène de gemmation est exactement identique, mais il s'achève rapidement car les dimensions du calice initial ne s'accroissent pas, de telle sorte que sa bipartition est très rapide.

On conçoit que cette seule différence de comportement astogénique, opposée à la totale similitude microstructurale existant entre les deux formes ne justifie pas entre elles une distinction d'ordre générique. De même que pour l'étirement de la structure thécale observable entre *Gablonzeria reussi* et *G. meandriformis* (cf. ci-dessus), il ne s'agit ici que de l'évolution d'un seul paramètre. Encore ne s'agit-il que d'une modification mineure de celui-ci, puisque le processus de la gemmation est fondamentalement identique chez les deux formes.

Le classement de ces deux formes dans le même genre s'impose donc.

Genre **TOECHASTRAEA** Volz, 1896, emend. Cuif, 1967

Ce terme générique a fait l'objet d'une étude particulière (Cuif, 1967) au cours de laquelle j'ai pu mettre en évidence la nécessité de modifier la définition du genre *Toechastraea* Volz, 1896, créé à partir d'un échantillonnage hétérogène.

Je rappellerai brièvement ici que l'espèce-type de ce genre est *Astrocoenia oppeli* Laube, dont l'holotype est conservé au Geologische Bundesanstalt de Vienne sous le numéro 4424.

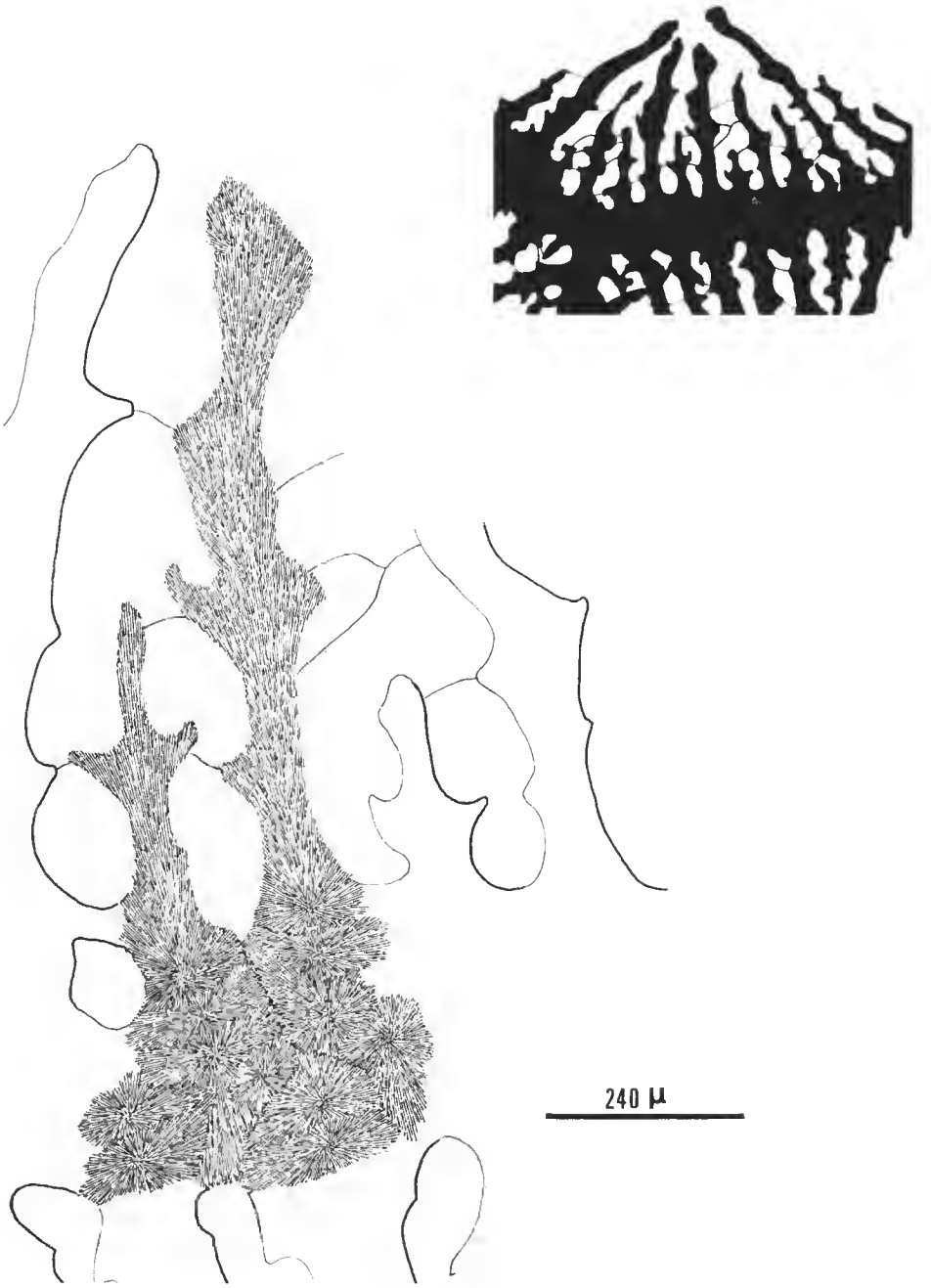


Fig. 23. — *Stuoresia cerioidea* nov. sp.
Notez l'ornementation pennulaire très apparente.

C'est à partir de ce spécimen et de topotypes du Sett-Sass qu'ont été établis les caractères génériques suivants :

— Colonies cérioïdes à gemmation intracalicinale marginale.

— Polypiérites à columelle axiale styliforme.

— Muraille septothécale par contact plus ou moins prononcé de la région périphérique des éléments radiaires.

— Cloisons entièrement compactes, à faces latérales fortement granulées.

Microstructure septale

A propos de la microstructure septale il est nécessaire de tenir compte d'une évolution de l'interprétation, qui s'est produite depuis la publication de l'étude citée ci-dessus, principalement en rapport avec la possibilité de réaliser des observations fines au microscope électronique (évolution que j'ai déjà signalée à propos de la microstructure septale du genre *Retiophyllia*).

Il est en effet apparu à de multiples reprises qu'au sujet des cloisons chez lesquelles on décrivait des « trabécules mal définies », ou encore « trabécules non circonscrites à centres groupés dans le plan médian des septes », le terme de « trabécule » est tout à fait inadapté.

L'étude des genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia* auct. a bien montré en effet que, dans ces cas, il n'y avait pas de trabécules proprement dites, mais des faisceaux fibreux plus ou moins ouverts, centrés sur la zone médio-septale. En fonction de la morphologie septale, ces faisceaux peuvent être plus ou moins perpendiculaires à ce plan, mais leur caractère indépendant d'une moitié à l'autre des cloisons apparaît en général très bien dans les bordures septales.

Il n'y a pas ici de trabécules au sens strict, dans la mesure où ce terme désigne une structure fibro-radiaire parfaitement centrée, et continue dans le sens de la croissance.

On conçoit que, les descriptions et surtout les figurations demeurant valables (par exemple la section transversale figurée *in* Cuif, 1967 : 904, fig. 1), ces précisions dans l'interprétation des coupes s'avèrent fondamentales pour l'établissement de rapports plus exacts entre les divers types structuraux.

La figuration présentée ici (pl. XV, 1 à 5, et fig. 24) sous une forme plus complète que dans l'étude de 1967 montre que les cloisons de *Toechastraea oppeli* sont constituées de centres de convergence ou d'axes latéraux (comme sur la moitié gauche de la cloison figurée) insérés sur un plan médio-septal à peu près rectiligne.

La disposition sensiblement alterne de ces éléments structuraux, déjà signalée en 1967 (p. 904), est tout à fait conforme à un plan qui a déjà été mis en évidence chez de très nombreuses formes dans les genres « *Montlivaltia* » et « *Thecosmilia* » auct. (cf. Cuif, 1974). De ce point de vue le rapprochement avec les types distichophyllides est immédiat, même si la disposition en question ne présente pas toujours ici le degré de régularité qui a été noté à propos du *Distichophyllum* proprement dit.

Les autres éléments structuraux de *T. oppeli* sont relativement peu importants : forte columelle styliforme, endothèque dissépimentaire et un dépôt de sclérenchyme secondaire qui renforce la muraille septothécale.

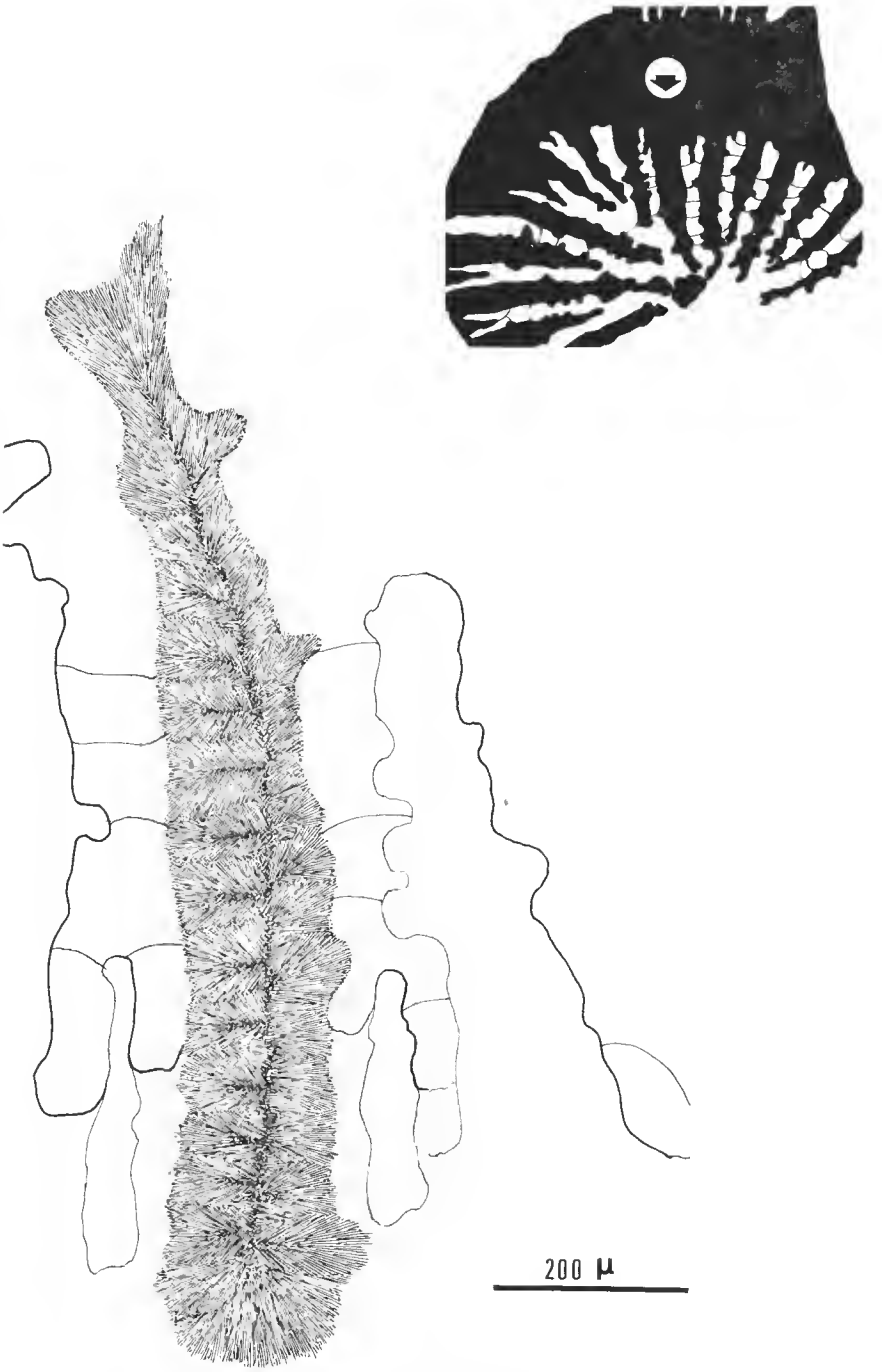


Fig. 24. — *Toechastraea oppeli.*
Microstructure septale typiquement distichophyllide.

Présence du genre *Toechastraea* dans le Norien de Turquie

Tel qu'il est défini et après cette analyse de *T. oppeli* du Carnien des Dolomites, le genre *Toechastraea* représente un composant important de l'ensemble des Madréporaires cérioïdes du Trias de Turquie. Cet état de chose fournit une nouvelle information sur les très étroits rapports qui ont existé entre les faunes de ces régions, confirmant les analyses présentées antérieurement.

Il est en outre intéressant de signaler que la différenciation de ce genre semble être beaucoup plus accentuée en Turquie que dans les Dolomites. Ainsi, une seule espèce est bien représentée dans les gisements des Alpes (la seconde actuellement recensée est *T. ogilviae*, fondée uniquement sur un minime écart mesuré dans le diamètre des calices, et semblant assez douteuse). En Turquie, par contre, trois formes nettement distinctes peuvent se rencontrer, avec des importances très inégales du point de vue quantitatif, mais manifestant toutes trois une excellente correspondance microstructurale avec la définition du genre.

Toechastraea major nov. sp.

(Pl. XV, 7 et pl. XVI, 1-2)

De loin la plus fréquente, cette forme semble localisée exclusivement dans la moitié septentrionale des affleurements triasiques bordant le flanc est des Bey Daglari.

Il s'agit de colonies de taille moyenne (jusqu'à 15-20 cm), dont la surface calicifère régulièrement bombée présente des polypiérites à dépression calicinale infundibuliforme profonde. Ces colonies sont parfaitement cérioïdes, les centres calicinaux étant marqués par une columelle styliforme très nette (cf. pl. XV, 7).

Les polypiérites, tous très régulièrement centrés, autour de leur columelle axiale (cf. pl. XV, 1), possèdent un appareil septal très bien développé, formé de cloisons parfaitement compactes, rectilignes, dont les bords distaux, très obliques, sont armés de fines granulations (cf. ci-dessous microstructure). On compte 55-60 cloisons pour un calice de 7 mm de diamètre maximal environ.

Leurs faces latérales sont également très fortement granulées.

D'épaisseur régulièrement croissante vers la bordure périphérique, ils entrent en contact mutuel pour former une très forte muraille septo-thécale, renforcée par du sclérenchyme qui ne prend toutefois jamais un très fort développement.

L'endothèque est abondante, mais les dissépiments demeurent toujours très fins.

Microstructure

Les cloisons de *Toechastraea major* sont exactement édifiées selon le schéma structural décrit à propos de l'espèce-type du genre (comparer les figures 24 et 25).

Sur un plan médio-septal continu et sensiblement rectiligne, des axes courts latéraux plus ou moins bien définis selon leur taille se détachent en disposition assez régulièrement

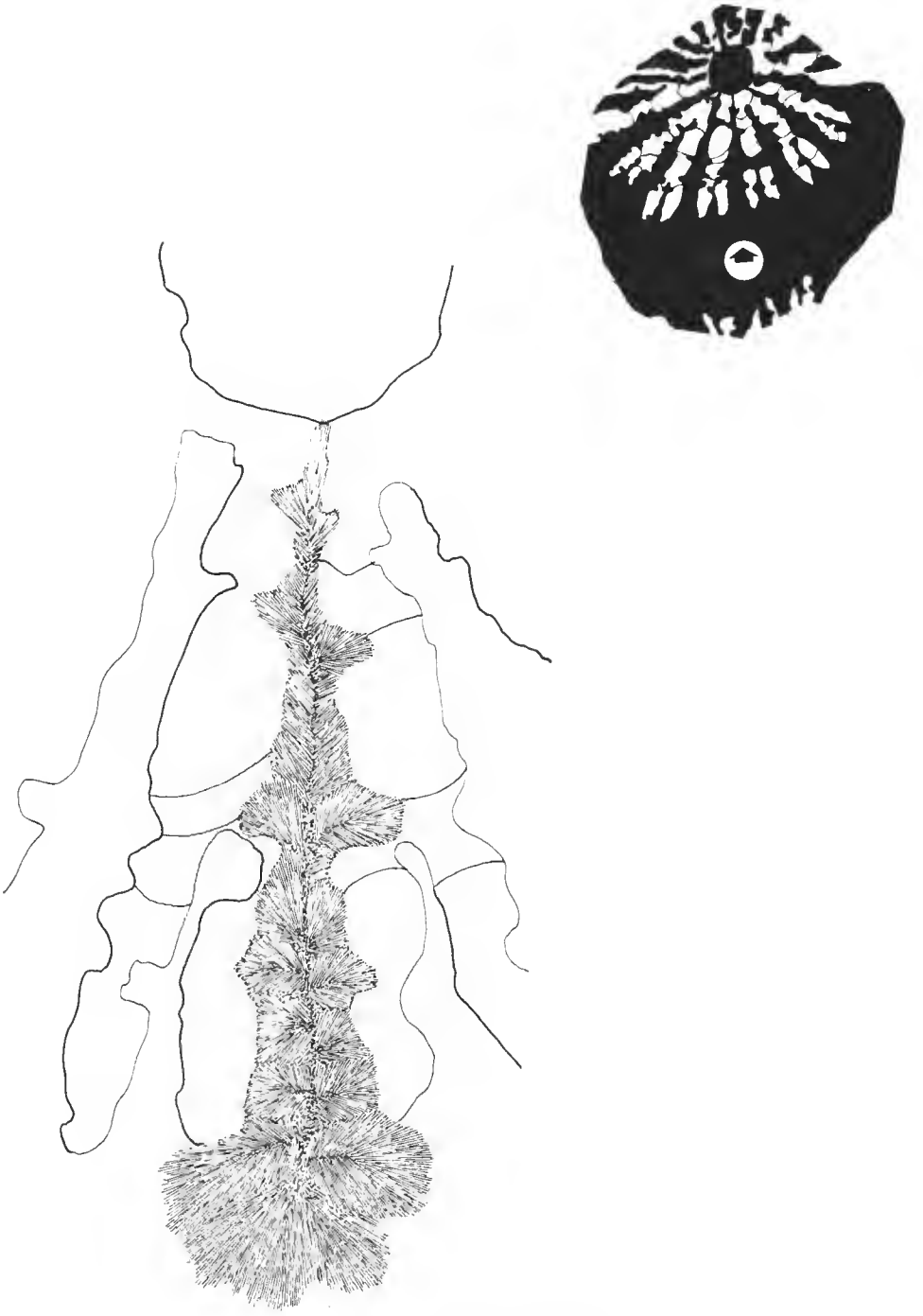


Fig. 25. — *Toechastraea major.*
Microstructure septale en axes latéraux alternés, tout à fait identique à celle de l'espèce précédente.

alterne. Ils sont perpendiculaires au plan médio-septal dans le tiers périphérique des cloisons, et s'infléchissent progressivement, devenant de plus en plus obliques à mesure qu'on s'approche de l'axe.

Ce sont ces axes courts latéraux qui forment l'ornementation septale, aussi bien au bord distal sous forme des fines dents signalées ci-dessus que sur les faces latérales des cloisons.

Chez cette espèce la gemmation est très rapide et l'isolement des calices secondaires précoces. Il n'y a jamais formation de séries calicinales polycentriques, même courtes comme cela pouvait être le cas chez l'espèce-type du genre.

Observations

Cette forme présente d'évidentes différences morphologiques et structurales avec l'espèce-type du genre : taille des calices, nombre de leurs cloisons, modalités de la gemmation. Ses représentants forment en outre un groupe très homogène sur l'ensemble des gisements, et il semble de ce fait justifié de la différencier par un terme spécifique propre.

Il est proposé de la nommer *Toechastraea major*, eu égard à la taille de ses calices nettement supérieure à celles des calices des deux autres formes avec lesquelles elle peut se trouver, de même qu'à celle des calices de l'espèce-type du genre.

Outre *T. major*, deux autres formes appartenant à ce genre peuvent être distinguées dans les gisements de Turquie, mais en beaucoup moins grande abondance. Leurs caractères différentiels sont les suivants.

Toechastraea pachyphylla nov. sp.
(Pl. XVI, 3 et 4)

Cette espèce, dont les caractères généraux sont strictement semblables à ceux qui ont été établis ci-dessus, se différencie par des polypiérites nettement plus petits (entre 3 et 4 mm de diamètre), mais surtout par la morphologie de ses éléments radiaires. En effet, si la structure de ces derniers est strictement conforme au plan déjà observé, la forte taille des scléroderm ites donne aux coupes transversales des septes un aspect très typique, épais et très fortement ornementé à la fois.

La forte columelle styliforme, la muraille septothécale très importante ainsi que ses cloisons épaisses et courtes confèrent aux sections de ces polypiers une densité qui les caractérise au premier abord. A noter également l'absence pratiquement totale d'endothèque.

Toechastraea plana nov. sp.
(Pl. XV, 6 et 7)

Les caractères d'ordre spécifique sont les suivants :

— Surface calicifère plane, sur laquelle se détachent des polypiérites petits (3-4 mm), bien délimités par leur forte muraille.

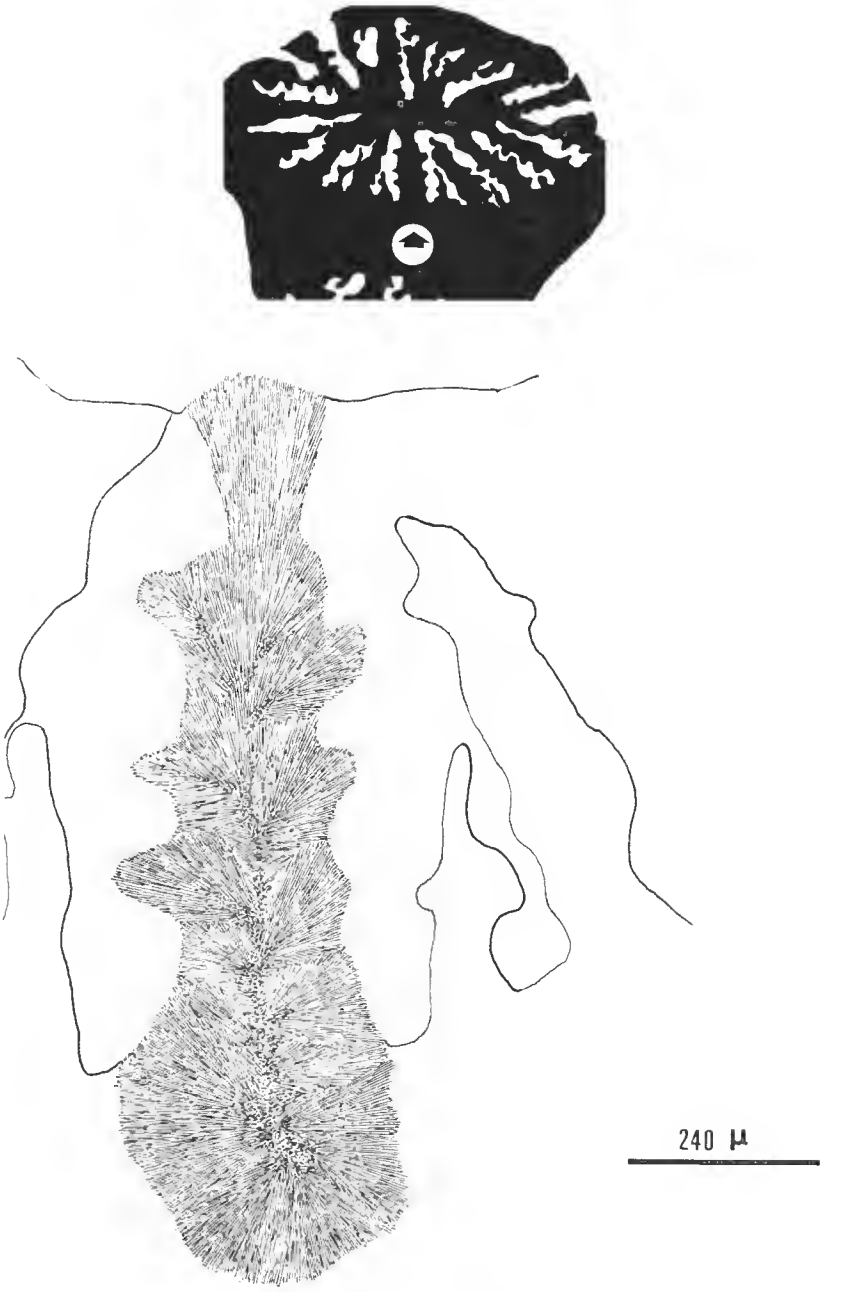


Fig. 26. — *Toechastraea pachyphylla.*
Microstructure septale.

— Éléments radiaires : structure conforme au type générique, mais alors que la moitié périphérique qui forme la muraille demeure épaisse et forte, la région interne libre est très grêle. De ce fait les têtes des sclérodermites latéraux apparaissent plus saillantes que dans les deux formes précédentes.

— Endothèque constituée de rares dissépiments.

Position taxinomique du genre *Toechastraea*

Le genre *Toechastraea* fut classé par Volz dans la famille des Thamnastraeidae, opinion reprise par Diener (1921 : 32). Wells par contre préconise son classement parmi les Astrocoeniidae, le plaçant d'ailleurs en synonymie avec *Astrocoenia* proprement dit.

Lors de l'étude déjà citée (1967), j'ai pu montrer que celle-ci ne pouvait être entérinée. Bien évidemment la position de ce genre parmi les Thamnasteriidae est également impossible : il n'y a ici ni lame biseptale ni trabécule vraie.

Cet exemple fait à nouveau apparaître l'inadéquation des taxons d'ordre supérieur, tels qu'ils sont actuellement définis, à recevoir des faunes dont les microstructures n'étaient jusqu'à présent pas prises en compte ou complètement inconnues (cf. également conclusion générale).

Conclusions

1. Absence de représentants du genre *Isastraea* s.s. au Trias supérieur

Les nombreux termes génériques qu'il a été nécessaire de définir pour désigner les formes classées jusqu'ici dans le genre *Isastraea* par les anciens auteurs montrent assez que les caractères qui étaient employés pour la subdivision des Madréporaires cérioïdes aboutissent à une subdivision en complet désaccord avec les données résultant de l'étude des microstructures.

Ainsi, le genre *Isastraea* proprement dit, dans la définition établie par Pelletier, ne comporte aucun représentant dans les faunes étudiées. Seuls peuvent être conservés, avec des amendements plus ou moins profonds, les termes génériques que les anciens auteurs avaient érigés à partir des faunes triasiques elles-mêmes par exemple *Margarastraea*.

Ce résultat, tout à fait en accord avec celui qui a été obtenu à propos des Astraeoida triasiques simples et phacélodendroïdes (genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*) confirme le caractère hétérogène des groupements actuellement admis pour la représentation de l'évolution des Madréporaires à cette période (cf. également l'étude des Stylophylidae), et rend par conséquent caduques les tentatives de synthèse effectuées à partir de ceux-ci.

2. Rapports entre les faunes du Taurus et celles des Alpes

Tout comme elle ressortait des précédentes analyses, la notion de rapport entre les faunes alpines et sud-anatoliennes se trouve également fort bien illustrée dans ce chapitre. La plupart des types de structure septale sont présents dans l'une ou l'autre de ces régions, parfois même avec des dispositions morphologiques fort proches.

L'analyse plus poussée des rapports et différences entre les peuplements de ces deux

régions actuellement assez éloignées est subordonnée à des progrès réalisés corrélativement dans deux domaines : une meilleure connaissance de l'évolution paléogéographique des bassins marins triasiques dont la disposition précise fait l'objet de recherches actuelles ; la définition des taxons d'ordre spécifique, telle qu'elle pourra être entreprise à l'issue du présent travail.

D'ores et déjà, cependant, la précision et la constance des rapports microstructuraux établis entre les faunes des deux régions en question impliquent l'existence de rapports aisés entre elles.

3. Mode de groupement des types structuraux mis en évidence au cours de ce chapitre

Enfin, l'hypothèse des séries morphologiques réalisées à partir de types déterminés de microstructures septales trouve ici un vaste champ d'application. Les cas les plus significatifs étudiés dans ce chapitre illustrent par exemple :

— le passage d'une forme dendroïde à une forme cérioïde (*Protoheterastraea* — *Cerioheterastraea*, p. 130),

— diverses modalités d'évolution morphologique à partir d'une forme cérioïde soit par modification d'un constituant du polypier (étirement de la structure thécale chez les *Gablonzeria*), soit par modification d'un processus biologique (gemmation chez les *Stuoresia*).

La valeur générale de cette notion de série morphologique est évidemment de toute première importance pour la réalisation de groupements supragénériques chez les Madréporaires Triasiques. Ces taxons devront être fondés sur les éléments les plus stables de ces organismes et, en dernière analyse, c'est la microstructure septale qui semble répondre à cette condition.

III. PRINCIPAUX TYPES MICROSTRUCTURAUX DE THAMNASTERIIDAE TRIASIQUES

Si *Thamnastraea bolognae* et *T. maraschini* Schauroth, 1859, sont les deux espèces triasiques qui furent les premières rattachées au genre *Thamnastraea*, on possède très peu d'indications sur leur structure. Représentées chacune par une seule figuration très sommaire et pourvue de diagnoses peu précises elles ne furent jamais, semble-t-il, citées ailleurs que dans leur lieu d'origine (et encore avec réserves : E. Flügel, 1961 : 83). Elles ne sont d'ailleurs pas reprises dans les synonymies fournies par les auteurs anciens, et peuvent de ce fait être considérées comme abandonnées.

En 1861, Winkler décrit et figure quatre espèces nouvelles qu'il classe dans le genre *Thamnastraea* sans fournir aucune indication sur sa conception de ce terme générique. Ces quatre espèces sont : *Thamnastraea rectilamellosa*, p. 487, tab. VIII, fig. 7 ; *T. alpina*, p. 487, tab. VIII, fig. 8 a, b ; *T. plana*, p. 488, tab. VIII, fig. 9 a, b ; *T. confusa*, p. 488, tab. VIII, fig. 10 a, b.

Contrairement aux deux espèces érigées par Schauroth, ces quatre formes, et surtout la première d'entre elles, furent très fréquemment citées par les auteurs ultérieurs (cf. Diener, 1921 : 31). Ainsi Frech, (1890 : 60) faisant tomber en synonymie le second et le troisième terme de cette liste avec *T. rectilamellosa* donne à cette espèce un rôle tout à fait prépondérant dans l'ensemble des formes thamnastériodides triasiques. Sa révision s'impose donc en premier lieu.

Définition du genre *Thamnasteria*
Conceptions actuelles de la famille des Thamnasteriidae

Une étude de l'espèce-type de ce genre (*Astrea dendroidea* Lamouroux, 1821) a été effectuée en 1952 par J. Alloiteau, à la suite de laquelle la diagnose suivante a été formulée (*in* Piv., 1952 : 659) :

— Colonies dendroïdes ou massives ;

— Columelle essentielle styliforme ; tendance des granules des faces septales à s'aligner horizontalement, mais sans former de carènes horizontales.

La structure septale est indiquée dans la diagnose de la famille proposée à la suite de la même étude :

Famille Thamnasteriidae Alloiteau, 1952.

« Coloniaux massifs ou rameux ; gemmation intracalicinale ; pas de muraille entre les polypiérites, les éléments radiaires sont des lames biseptales peu perforées, exactement confluentes, coalescentes par leur bord interne, constituées de trabécules simples disposées en un seul système divergent dans chaque lame biseptale ; leur bord distal armé de dents arrondies ; leurs faces latérales ornées de granulations, synapticules peu nombreuses ; endothèque rare, columelle styliforme ou rudimentaire, parfois spongieuse ou lamellaire. »

Cette définition est beaucoup plus précise que celle qui est proposée par Wells (*in* Moore, 1956 : F 370), reprenant la diagnose des Thamnasteriidae Vaughan et Wells, 1943 :

— absence de muraille chez les polypiérites, ou réduite à un anneau synapticulaire ;

— septes confluents entre les centres... le plus souvent en trabécules simples ;

— sclérodermites divergeant latéralement, produisant des granulations ou des crêtes continues ;

— septes plus ou moins poreux.

Bien que dans cette diagnose les caractéristiques de la structure septale ne soient indiquées que de façon approximative, il subsiste néanmoins un certain accord entre les deux conceptions :

— les cloisons présentent une porosité (plus ou moins développée),

— elles sont édifiées par des trabécules simples.

Bien que cela ne soit pas explicitement formulé, la figuration fournie par J. Alloiteau montre que ces trabécules sont disposées en série monolinéaire.

A. — Formes du Trias alpin

Thamnasteria rectilamellosa Winkler, 1861

(Zeitschr. d. Deutschen Geolog. Gesellsch. p. 487, t. 8, f. 7)

Ce terme fut créé pour un spécimen du Trias supérieur des Alpes bavaroises, mais on lui a assigné un très grand nombre de représentants, jusque dans des gisements très éloignés de cette région : ainsi l'a-t-on cité dans des faunes du Pamir (Frech, 1894), et dans celles de l'Amérique du Nord (Smith, 1913).

La diagnose originale est exclusivement morphologique, et la figuration fournie par Winkler est très limitée ; elle porte seulement sur cinq calices où apparaissent nettement des lames biseptales minces et régulièrement parallèles, sigmoïdes, unissant des centres calicinaux marqués d'une faible dépression.

Le spécimen relatif à cette figuration n'a pas été retrouvé. Il semble d'ailleurs que Frech lui-même n'ait pu l'observer car il n'en fait pas mention dans sa monographie, alors qu'il figure l'original des espèces qu'il fait tomber en synonymie avec celle-ci.

La connaissance de cette forme s'est beaucoup améliorée avec la parution du travail de Frech (1890), qui en a fourni une bonne description morphologique, ainsi qu'une étude structurale assez détaillée. Une partie du matériel original de Frech est conservé à la Bayerische Staatssammlung de Munich sous les numéros As XII 113 à As XII 119. Ce matériel provient de Fischerwiese, le gisement classique d'où proviennent également les spécimens nouveaux qui, outre les originaux, m'ont permis de réaliser les observations microstructurales consignées ci-dessous.

Morphologie

Le polypier est typiquement thamnastérioïde, se développant le plus souvent en lames peu épaisses. Sur la surface calicifère les calices sont peu déprimés et montrent très fré-

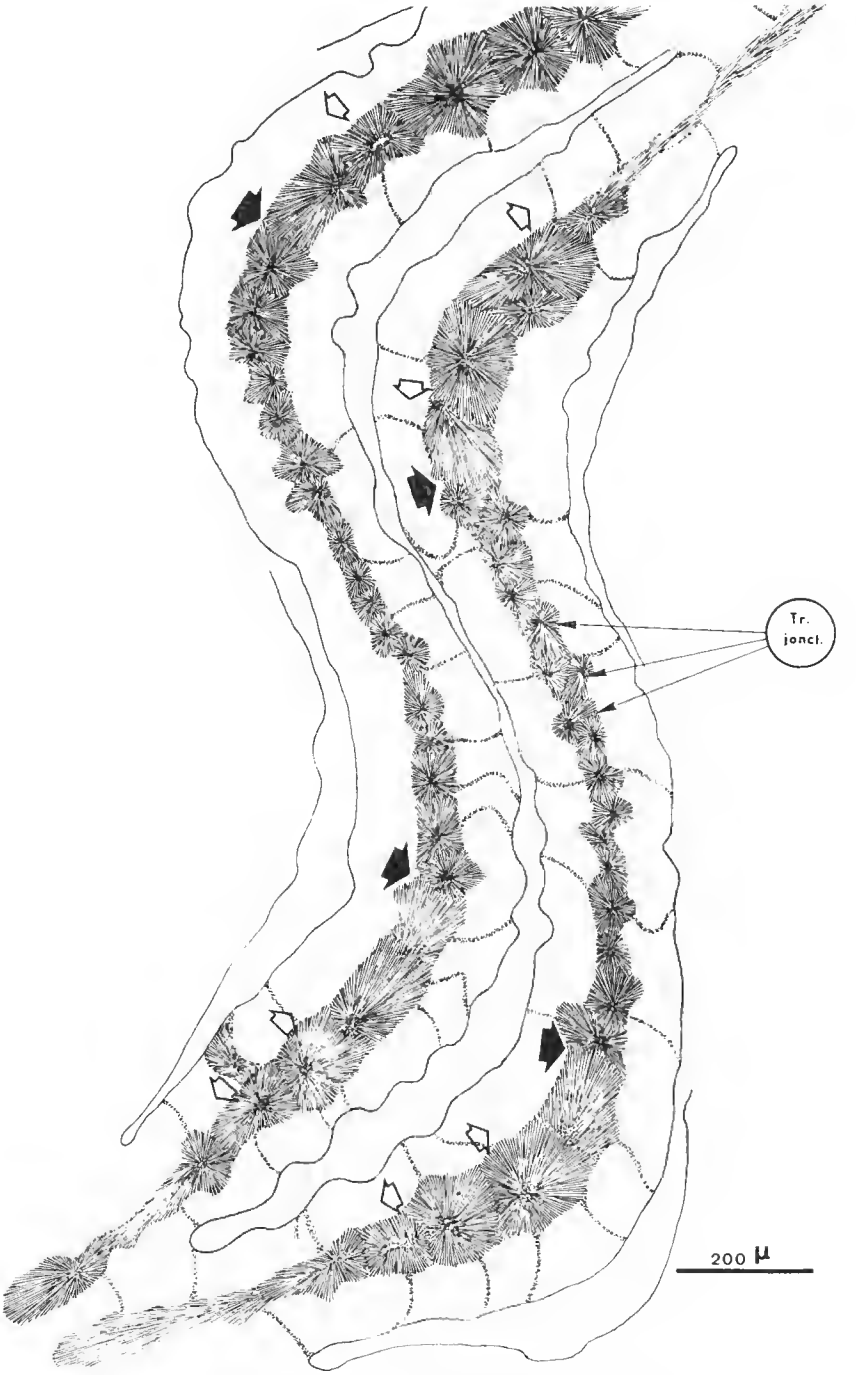


Fig. 27. — *Thamnastraea rectilamellosa.*
Microstructure septale. Notez l'importance de la zone intermédiaire, formée de trabécules de jonction, ajoutées aux cloisons proprement dites.

quemment un arrangement en séries subparallèles. Les dépressions calicinales sont peu accentuées, marquées en leur centre par quelques papilles columellaires (2 à 4 au maximum). Les distances entre centres voisins demeurent comprises entre 6 et 8 mm.

Les cloisons sont des lames biseptales parfaites, dont le dessin sigmoïde se caractérise par sa régularité (cf. pl. XVII, 1). On en compte 30 à 35 par centre. Ce nombre, assez supérieur à celui fourni par Winkler dès l'origine, provient des différences des conditions d'observations : les éléments radiaires les plus fins, n'atteignant pas la surface calicifère, ne sont visibles qu'en lames minces.

Microstructure

Ces lames biseptales sont édifiées par des trabécules parfaitement centrées, tout à fait jointives, dont le diamètre peut atteindre 250 μ. Les septes sont entièrement compacts.

Chaque élément radiaire présente un double épaississement, symétrique par rapport à une région médiane très amincie, occupant à elle seule la moitié de la longueur totale de la lame biseptale (fig. 27). Cette région amincie est édifiée par des trabécules petites mais parfaitement centrées, verticales et assez irrégulièrement alignées dans un seul plan. Elles forment un ensemble que l'on peut désigner par le terme de trabécules de jonction, car elles unissent les bords externes des deux cloisons proprement dites, qui constituent les extrémités de ces lames biseptales (cf. fig. 27).

Les épaississements observés morphologiquement correspondent en effet à des zones où les poutrelles, bien plus fortes (jusqu'à 300 μ), sont disposées en un système divergent assez nettement caractérisé. Donc, malgré la morphologie parfaitement thamnastérioïde de l'espèce, il est quand même possible d'y individualiser les zones calicinales relatives à chaque centre, et ceci d'autant plus qu'un net accroissement de l'endothèque au niveau des épaississements septaux contribue à en accentuer les limites.

Les trabécules septales, et également celles de jonction, émettent tout au long de leur croissance des granules produits de façon synchrone d'un même côté d'une lame biseptale. Les rangées horizontales ainsi produites sont distantes d'environ 0,7 mm. Les granules qui les constituent restent toujours distincts. La rencontre de deux granules opposés dans un espace interseptal est extrêmement rare, et sans signification systématique.

Position de ce type structural dans le genre Thamnasteria

Plusieurs indications importantes s'opposent au classement de cette forme dans le genre *Thamnasteria* tel qu'il ressort des définitions fournies par les plus récentes observations.

— Chez *Thamnasteria*, les lames biseptales sont formées d'un seul système divergent (All., 1952). Ici elles sont complexes, les deux systèmes divergents étant unis par une zone de jonction supplémentaire.

— Chez les *Thamnasteria* il existe toujours une certaine porosité des cloisons, qui est complètement absente ici.

— Bien que peu nombreux, les synaptitudes sont néanmoins présents chez les *Thamnasteria* s.s. Ici au contraire, ils sont complètement absents.

Bien que les points de concordance entre la diagnose du genre *Thamnasteria* et les caractéristiques de la forme étudiée ci-dessus ne soient pas non plus complètement absents (notamment par l'existence de la structure trabéculaire parfaite), il semble donc que l'usage d'un

terme mieux adapté à sa désignation doive être envisagé (cf. ci-dessous p. 159 : Propositions taxinomiques).

Observations sur la synonymie proposée par Frech

Nous avons vu que Frech, en assimilant à *T. rectilamellosa* deux autres taxons proposés par Winkler avait donné à ce terme une acception très extensive. Les observations réalisées dans les limites des gisements des couches de Zlambach suggèrent que cette assimilation est discutable.

Les figurations mêmes de Frech montrent, en effet, qu'à côté des types structuraux décrits ci-dessus, bien caractérisés par la disposition sigmoïde des lames biseptales, existent des morphotypes également thamnastérioïdes par la parfaite confluence des cloisons relatives à des calices adjacents, mais chez lesquels cette confluence donne naissance à des angles parfois très accusés.

L'analyse microstructurale de ces formes permet de comprendre la raison de cette indication différentielle. Le caractère sigmoïde des lames biseptales de *T. rectilamellosa* est dû à la présence de cette très longue zone de jonction bien individualisée (cf. fig. 27).

Chez les morphotypes en question ici, par contre, cette zone est fréquemment absente et, lorsqu'elle existe, elle est toujours limitée à deux ou trois axes. De toute façon cette éventuelle zone de jonction ne se différencie pas avec la même netteté que chez *T. rectilamellosa*, car dans les cloisons de ces morphotypes, les trabécules sont verticales sur toute la largeur du septe. Elles ne s'infléchissent que très peu aux bords internes.

On peut donc concevoir les deux formes thamnastérioïdes présentées successivement ci-dessus comme le résultat de l'évolution de deux types septaux voisins (tous deux trabéculaires parfaits), mais assez nettement distincts par le degré de différenciation des cloisons proprement dites. Chez *T. rectilamellosa* s.s., les lames biseptales résultent de deux systèmes divergents distincts. Ici, la disposition thamnastérioïde est réalisée à partir de septes simples, à trabécules verticales.

Cette observation est donc de nature à réfuter la proposition de synonymie formulée par Frech et uniquement fondée sur le caractère convergent des morphologies. Bien que la recherche des taxons d'ordre spécifique ne constitue pas l'objet du présent travail, il est proposé de restituer au terme *alpina* Winkler, 1861, sa valeur, les observations ci-dessus ayant été réalisées sur des spécimens comparés au n° As. XII 116 de la collection de Munich qui constitue l'original de cette espèce.

Thamnasteria norica Frech, 1890

(P. 63, pl. XVII, fig. 1-6)

La diagnose originale attribue à cette espèce les caractéristiques suivantes :

— septes plus forts que chez *T. rectilamellosa* et à disposition alterne régulière,

— absence de columelle.

Frech précise en outre : « *Th. norica* est en général peu fréquente dans les couches de Zlambach, et il est encore plus malaisé d'en trouver un spécimen dont la structure interne soit apparente. »

Étudiée à partir des originaux de Frech (As XII 121 à 124) et de matériel nouveau de Fischerwiese cette espèce apparaît bien plus nettement différenciée que ne l'indique la sommaire diagnose de Frech.

Morphologie

Il s'agit de colonies toujours trouvées, jusqu'à présent, en fragments de dimensions relativement faibles (jamais plus de 10 cm). La surface calicifère est sensiblement plane et présente des calices d'aspect très variable : circulaires à centres punctiformes (diamètre : 1 à 1,3 cm) jusqu'à des séries polycentriques très allongées de 25 à 30 mm de longueur.

Ces calices ou séries calicinales sont toujours constituées d'épaisses lames biseptales droites ou sigmoïdes extrêmement fortes, alternant avec des éléments biseptaux beaucoup plus minces.

Cette alternance est d'une régularité si parfaite qu'elle constitue un caractère déjà bien noté par Frech. On compte environ 8 lames biseptales majeures par centimètre et, naturellement, autant d'éléments de second ordre.

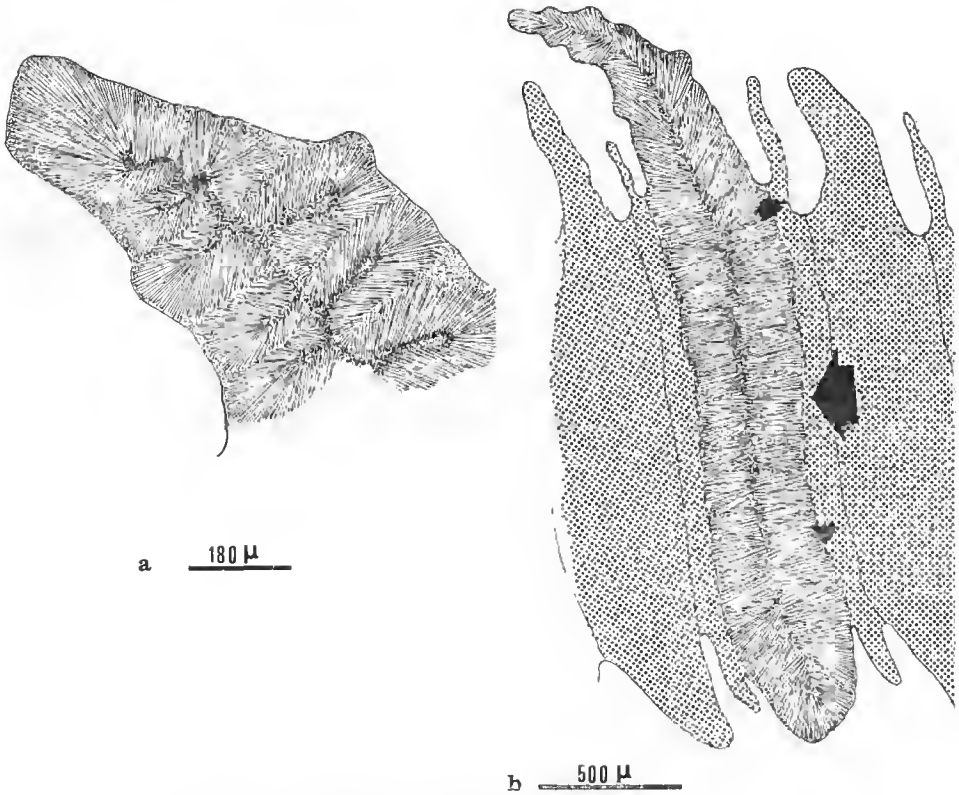


Fig. 28. — *Thamnastraea norica*.
Microstructure septale. a, Un secteur de type distichophyllide d'une exceptionnelle régularité. — b, Microstructure habituelle en faisceaux peu différenciés.

Aucune columelle n'apparaît dans les dépressions calicinales, mais les régions internes des lames sigmoïdes majeures peuvent s'étirer plus ou moins dans les vallées, simulant ainsi un organe axial lamellaire.

L'épaisseur de ces lames biseptales s'accroît très rapidement en direction proximale. A 3 mm de leur bord distal, rectiligne ou irrégulièrement ondulé, les éléments radiaires majeurs atteignent 1 à 1,2 mm d'épaisseur, devenant alors complètement jointifs et constituant une stérozone septale parfaite, d'où émergent seulement les extrémités internes des septes.

Cette disposition exactement jointive des faces latérales exclut le développement d'une endothèque, qui n'existe même pas dans la cavité générale axiale.

Microstructure

La microstructure de cette espèce est totalement différente des deux précédentes. Ces très épaisses lames biseptales sont en effet édifiées par un sclérenchyme fibreux très peu différencié, inséré sur une zone médio-septale continue et rectiligne. Les faisceaux fibreux, relativement ouverts, produisent les rangées de granules aigus bien visibles morphologiquement, en rangées parallèles au bord distal (cf. pl. XVII, 3). Très occasionnellement on observe l'apparition de faisceaux pourvus d'un axe propre, inséré sur le plan médio-septal selon une disposition distincte plus ou moins régulière (fig. 28 a).

Commentaires

Cette microstructure, très régulière et constante, place évidemment *T. norica* Frech dans un tout autre groupe que les deux espèces précédentes, très éloigné cette fois de la famille des Thamnasteriidae telle qu'elle est actuellement conçue.

La bordure distale continue (absence d'armature), plus ou moins régulièrement ondulée, la présence corrélative de faisceaux fibreux passant parfois à des sclérodermites régulièrement alternes sont un indice très positif d'affinité avec des types microstructuraux déjà rencontrés précédemment. Ainsi s'impose la comparaison avec le genre *Palucastraea* (cf. ci-dessus p. 74), ou d'une façon plus générale avec les formes chez lesquelles les cloisons sont édifiées par l'insertion alterne des éléments structuraux sur une zone médio-septale continue.

On constate alors que l'espèce qui vient d'être décrite complète la série morphologique mise progressivement en évidence au cours des précédentes études, série qui ne comptait jusqu'à présent aucune forme thamnastérioïde (cf. également ci-dessous : conclusion générale).

Autres Thamnasteriidae triasiques des gisements alpins

Deux autres Thamnasteriidae triasiques ont été précédemment examinés du point de vue microstructural au cours de l'étude sur les structures pennulaires (1975 : 116).

Le premier d'entre eux est *Thamnasteria frechi*, du Ladino-Carnien des Dolomites. Cette forme présente une microstructure en trabécules parfaites, verticales et parfaitement

jointives. L'ornementation latérale est formée de méniaues très fortes, symétriques et continues.

Ce type structural est donc complètement étranger au genre *Thamnasteria* où il était placé jusqu'à présent, et la conclusion de l'étude citée proposait sa désignation par un terme nouveau : *Thamnotropis*.

Le second type examiné dans le travail cité ci-dessus est encore plus caractérisé. C'est un des Thamnastéridé les plus abondants dans les gisements des couches du Zlambach et ses particularités morphologiques ont permis son individualisation dès 1854, où Reuss crée pour lui le terme *Astraeomorpha*.

Ce type est également un des plus anciennement connus du point de vue microstructural, puisque c'est à partir de l'espèce-type de ce genre *A. crassisepta*, que Pratz (1882) a montré l'importance de la microstructure pour la systématique. On sait depuis lors que cette forme est édifiée par un sclérenchyme fibreux complètement indifférencié. Les observations complémentaires de Frech (1890), puis l'établissement des rapports entre les carènes horizontales qui caractérisent cette forme et les couches successives de sclérenchyme (Cuif, 1975 : 116, fig. 19) montrent que ce type structural ne peut être conservé dans la famille des Thamnasteriidae telle qu'elle est maintenant définie. A ce titre, la proposition de Wells (1956 : F 372) qui fait d'*Astraeomorpha* un sous-genre de *Thamnasteria* est tout à fait irrecevable. Non seulement ces deux types structuraux n'appartiennent pas au même genre, mais leur classement dans deux taxons supragénériques éloignés, est imposé par l'importance des caractères microstructuraux qui les distinguent.

Thamnasteria ramosa (Münster)

Agaricia ramosa Münster, 1839 (p. 32, pl. II, fig. 2).
Microsolena ramosa (Münster) *in* Laube, 1865 (p. 265, pl. 5, fig. 8).
Thamnasteria ramosa (Münster) *in* Volz, 1896 (p. 60, pl. VI, fig. 13-16).

Ces très petites colonies édifient des polypiers aux morphologies très variées. L'auteur initial ne distinguait sous ce terme que des formes rameuses, mais Volz fut amené à y inclure des morphotypes aplatis distingués par Laube sous le nom de *Microsolena plana*.

Il s'agit toujours de petites colonies chez lesquelles les calices présentent des éléments radiaires en disposition thamnastérioïde confuse. A côté de lames biseptales parfaitement caractéristiques on observe des cloisons isolées simples ou en disposition génieulée irrégulière. Le diamètre des calices est toujours très faible : de centre à centre on compte 1,5 à 2 mm.

Les cloisons sont édifiées par des trabécules parfaitement centrées et jointives, à disposition verticale, en série monolinéaire simple (fig. 29). La porosité est donc complètement nulle chez cette forme : raison pour laquelle le classement proposé par Laube dans les Micrololenidés n'était pas conservable.

Les trabécules émettent sans régularité apparente des granules latéraux qui, compte tenu de la petite taille des calices, entrent fréquemment en contact dans l'espace interseptal.

L'holotype de cette espèce est semble-t-il perdu. C'est le seul spécimen qui manque dans la collection des originaux de Münster à la Bayerische Staatssammlung de Munich.

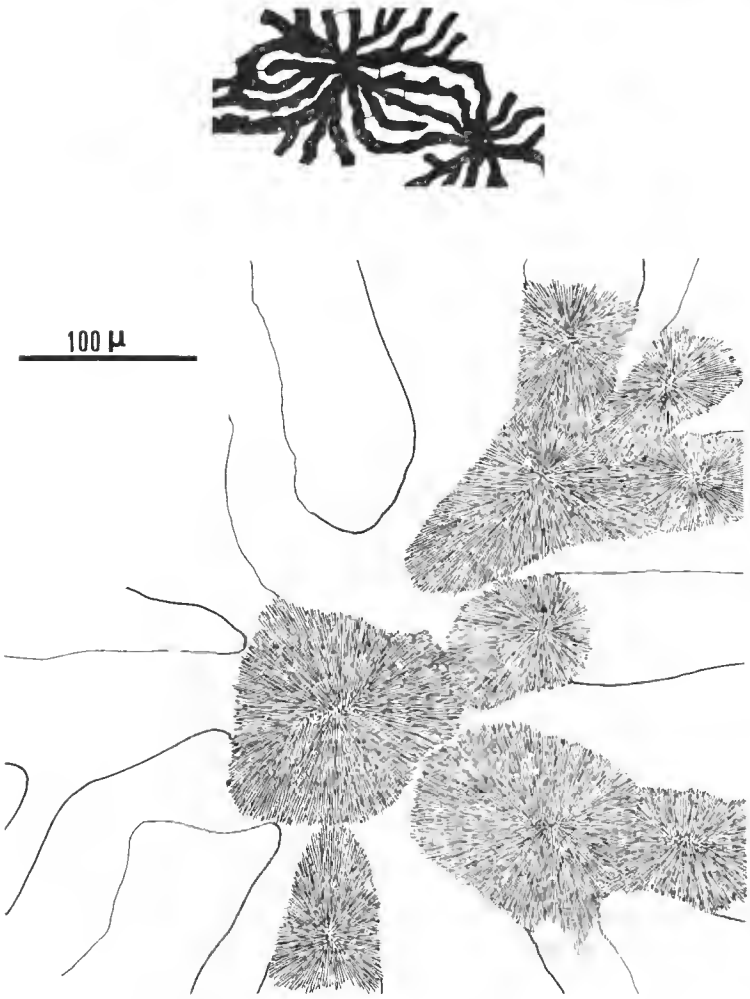


Fig. 29. — *Thamnastraea ramosa*.
Microstructure en trabécules parfaites et jointives. Au centre, axe columellaire monocentrique.

Les caractéristiques ci-dessus ont donc été établies à partir d'un original de Laube (n° 4426 du Geologische Bundesanstalt de Vienne).

Par l'ensemble de ses caractéristiques, morphologiques et structurales, cette forme des Dolomites est la seule que l'on puisse envisager de conserver dans le genre *Thamnasteria* proprement dit. Les compléments apportés à la diagnose du genre par J. Alloiteau (1957 : 201) vont d'ailleurs dans le sens de cette proposition. L'auteur insiste en effet sur le faible développement de la perforation, les peu nombreux synapticules. On n'observe pas ici les « barres horizontales granulaires » dont fait état J. Alloiteau à propos de l'espèce-type du genre *Thamnasteria*. Si l'on admet que ce caractère n'a pas de valeur discrimina-

toire absolue on peut alors voir dans la *Thamnastraea ramosa* (Münster) des gisements de Saint-Cassian un des premiers représentants de ce genre qui devait se développer considérablement au Jurassique.

Il importe de noter en effet que dans les gisements des Dolomites cette forme est très rare et ne joue q'un rôle minime dans la faune. Les espèces que nous venons d'examiner, beaucoup plus importantes du point de vue quantitatif, doivent être classées différemment.

Propositions taxinomiques

Les Madréporaires triasiques classés jusqu'ici dans la famille des Thamnasteriidae comportent donc en fait cinq types structuraux très différents :

— *Thamnasteria ramosa* (Münster), seule forme susceptible de demeurer dans le genre *Thamnasteria* (cf. ci-dessus).

— *Astraeomorpha crassisepta* Reuss, et les formes affines, caractérisées par la totale indifférenciation de leur sclérenchyme septal (cf. Cuif, 1975 : 116).

— *Thamnasteria frechi* Volz, 1896, forme à trabécules parfaites et très fortes ménianes latérales symétriques. Devient l'espèce-type du genre *Thamnotropis* Cuif, 1975 (p. 121).

Enfin, deux nouveaux termes doivent être définis pour désigner les types structuraux étudiés ci-dessus p. 151 et 154 :

Oedalmia[1] nov. gen. — Espèce-type *Thamnasteria norica* Frech.

— Colonies thamnastérioïdes à séries méandroides courtes.

— Cloisons en lames biseptales parfaites, compactes, à bords distaux et internes entiers, rectilignes ou irrégulièrement ondulés.

— Éléments radiaires édifiés par un sclérenchyme continu ou peu différencié : faisceaux fibreux formant parfois des axes courts alternes insérés sur la zone médio-septale.

— Faisceaux fibreux ou sclérodermites déterminant sur les faces latérales une ornementation granulaire. Disposés en rangées horizontales, les granules demeurent toujours distincts.

Lupitschia[2] nov. gen. — Espèce-type *Thamnasteria rectilamellosa* Winkler.

— Colonies parfaitement thamnastérioïdes, à calices toujours distincts : jamais de série calicinale, même courte.

— Polypiérite de taille moyenne (7-8 mm de centre à centre).

— Cloisons compactes, édifiées par des trabécules parfaitement centrées et jointives, de fort diamètre : jusqu'à 300 μ.

— Ornementation latérale en granules distincts, en rangées irrégulières.

— De direction générale verticale, les trabécules des formes actuellement classées dans ce genre peuvent présenter une disposition en système divergent double plus ou moins accentué.

1. De Oedalm : gisement de la région de Gosau.
2. De Lupitsch : hameau voisin de Fischerwiese, gisement classique des couches du Zlambach.

B. — Formes thamnastérioides des gisements triasiques de Turquie

Ces formes ne seront que très succintement présentées ici car elles ne jouent qu'un rôle réduit ; la plupart des formes paraissant thamnastérioïdes au premier abord appartiennent en fait au type cérioïde-athécal déjà examiné ci-dessus. En outre, leur analyse n'apporte pas de donnée importante sur la composition de l'ensemble thamnastérioïde triasique. On y retrouve en effet deux types de structure septale déjà identifiés dans les gisements alpins.

Genre *Lupitschia* : Défini ci-dessus dans le Norien supérieur (Rhétien) d'Autriche, il est également présent dans le Norien inférieur de Turquie. J'ai pu y recueillir en effet des colonies de grande taille dont les affinités microstructurales avec ce genre sont très nettes.

Groupe *Oedalmia* : Il existe aussi dans les gisements de l'Alakir Cay une forme à structure septale beaucoup moins différenciée qui s'apparente à cette mise en évidence chez *Thamnasteria norica* Frech : faisceaux fibreux insérés sur un plan médio-septal continu. Cette similitude microstructurale ne peut suffire à déterminer le classement de cette forme dans le genre *Oedalmia*. Les autres caractéristiques de ces spécimens en sont en effet très éloignées.

ALAKIRIA nov. gen.

Espèce-type : *Alakiria spheroidea* nov. sp.

Sous ces termes sont réunies de petites colonies sphéroïdes de dimensions moyennes (3 à 5 cm de diamètre), ne comportant qu'un petit nombre de polypiérites : entre 5 et 10 pour les spécimens trouvés jusqu'à présent. Ces derniers sont donc de grande taille et de disposition parfaitement thamnastérioïde.

Les éléments radiaires sont des lames biseptales compactes portant une forte ornementation granulaire, bien visible morphologiquement (cf. pl. XVII, 3 et 4). L'endothèque est elle-même très développée, et présente une particularité très constante sous la forme d'une crête parfois bifide insérée au milieu de l'espace interseptal, sur tous les dissépiments qui s'y succèdent de bas en haut (pl. XVII, 4).

Microstructure

La microstructure septale appartient sans ambiguïté au type fibreux indifférencié. Lorsque l'ornementation septale est peu apparente (fig. 30 a) le sclérenchyme est pratiquement en disposition fibro-normale, à faisceaux très aigus. Dans le cas contraire, les faisceaux sont nettement plus ouverts, (fig. 30 b) mais le principe de leur insertion demeure identique.

Observations

Ces particularités écartent évidemment ce type du genre *Oedalmia* avec lequel cependant il présente une affinité microstructurale nette. Il est donc proposé de le désigner par un terme propre, *Alakiria*, défini par la diagnose suivante :

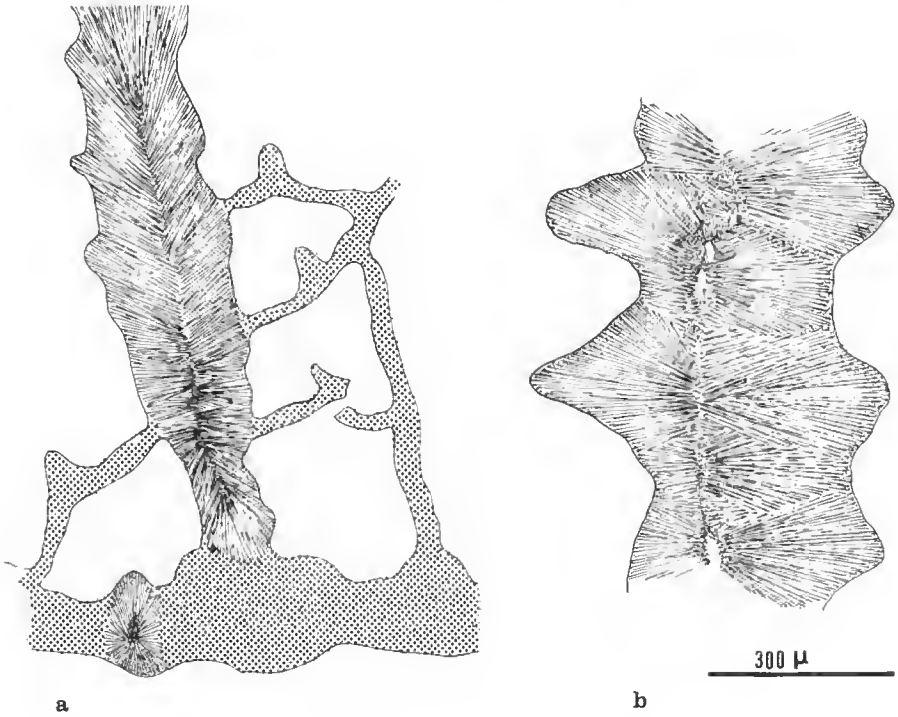


Fig. 30. — *Alakiria spheroidea* nov. gen. nov. sp.
Microstructure septale proche de celle de *T. norica* Frech.

— Colonies thamnastérioïdes à calices simples : jamais de séries calicinales, même courtes.

— Cloisons compactes, formées de sclérenchyme fondamentalement continu. La différenciation en faisceaux est en rapport avec l'ornementation.

— Ornementation latérale granulaire très bien individualisée.

Bien que distincte du point de vue générique par l'importance de ses caractéristiques propres, cette forme se place cependant au voisinage de *Oedalmia* défini ci-dessus, qui en diffère essentiellement par l'existence de séries méandroïdes et la disposition générale des cloisons.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les observations réunies dans la présente étude établissent sans ambiguïté l'inadaptation de la classification actuelle concernant les Madréporaires cério-méandroïdes.

Examinés successivement, la famille des Stylinidae, les principaux taxons des Astraeoida et les Thamnastraeidae également ont tous montré une hétérogénéité qui impose leur démembrement et la création d'ensembles fondés sur des bases microstructurales.

Ces conclusions s'accordent entièrement avec celles qui ont été précédemment dégagées concernant les Stylophyllidae (Cuif, 1972), les principaux genres d'Astraeoida simples et phacélo-dendroïdes (Cuif, 1974), ainsi que les Procyclolitidae-Conophyllidae (Cuif, 1975).

Il apparaît alors évident que les tentatives de représentation des rapports phylétiques entre les Madréporaires triasiques et les faunes mésozoïques ultérieures doivent maintenant être reconsidérées.

Les données microstructurales présentées dans ce mémoire complètent également les indications dégagées des précédentes analyses concernant l'existence, dans la faune triasique, de séries morphologiques réunissant des polypiers présentant un type homogène d'architecture septale. C'est à partir de cette hypothèse que doit donc être envisagé le regroupement en unités supragénériques des taxons issus du démembrement des familles actuellement admises.

Enfin, l'étude des Madréporaires cério-méandroïdes contenus dans les gisements du Norien inférieur de Turquie permet de mettre à nouveau en évidence des indices nombreux et précis de rapports entre ces faunes et celles des gisements classiques des Alpes.

La correspondance de ces résultats et la cohérence des interprétations qu'ils permettent dans l'interprétation globale de ces faunes peuplant une vaste région du bassin téthysien représentent en outre un argument non négligeable quant à la validité de la méthode d'analyse qui leur a été appliquée.

Manuscrit déposé le 1er juillet 1975.

PLANCHE 1

Cassianastraea reussi (Laube)

1. — Spécimen original de Laube, pl. V, fig. 7a. Petites colonies cérioïdes, chez lesquelles les extrémités distales des polypiérites sont libres entre elles. (4,5 ×)
2, 3. — Morphologie des polypiérites. (4 × et 10 ×)
4. — Section transversale d'un polypiérite. Notez la minceur des moitiés internes des cloisons majeures, la totale disparition de cette bordure chez les cloisons de second ordre, dont la présence ne se décèle ici que par l'inflexion des limites de la cavité générale. (15 ×)
5. — Tissu fibro-radiaire. Mise en place progressive par couches nettement distinctes. Bon exemple de « lamination de croissance ». (450 ×)
6. — Ébauche septale. Observer la discordance angulaire qui s'introduit entre les faisceaux fibro-radiaires de la thèque (moitié gauche de la photo) et les faisceaux relatifs à l'ébauche septale. (500 ×)

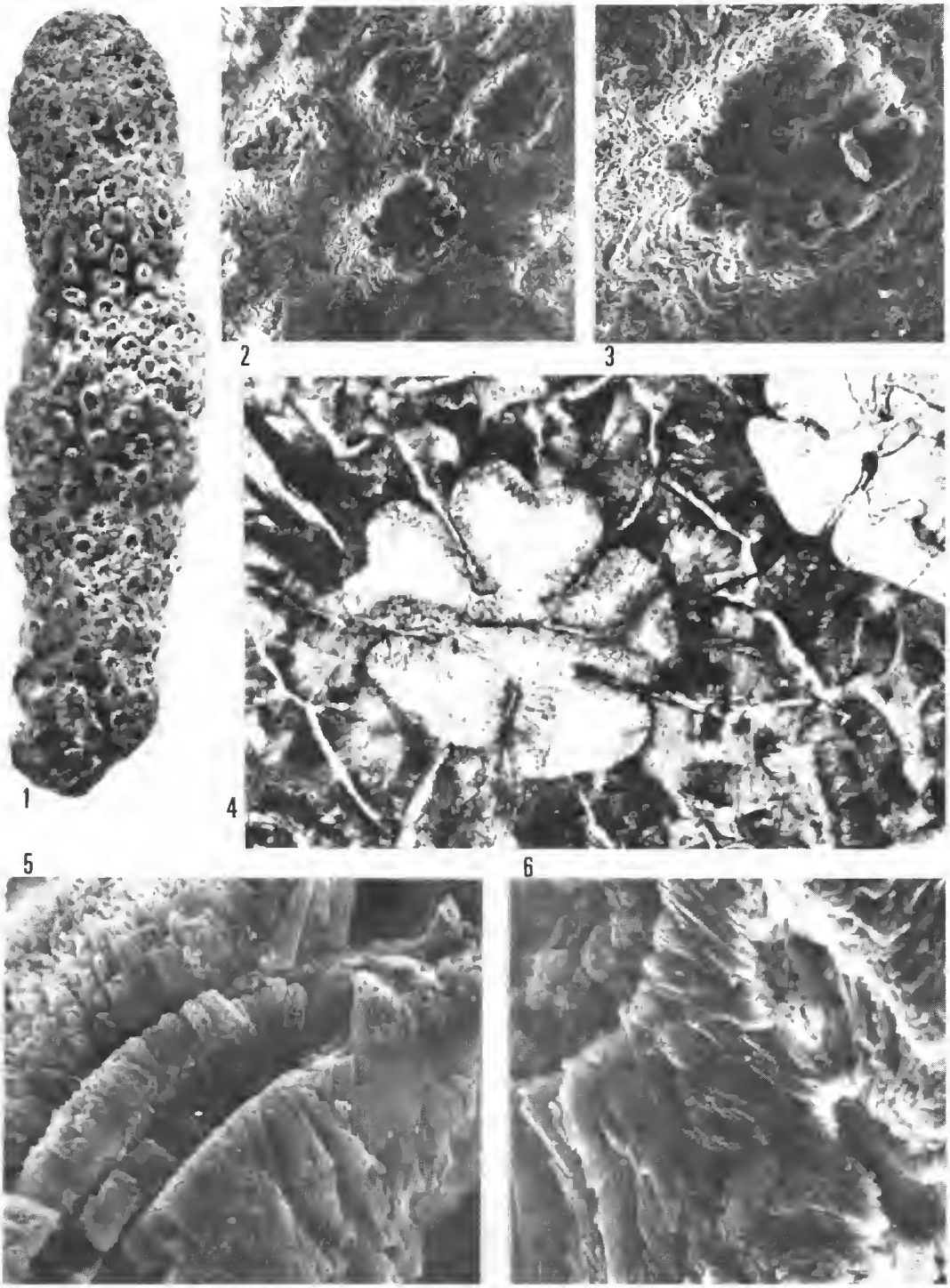


PLANCHE I

PLANCHE II

Palaeastraea grandissima (Frech)

1. — Original figuré de Frech (As XII 28 de la Bayer. Staatssam. de Munich). L'épaisse ligne qui circonscrit les polypiérites est due à l'accumulation des débris de dissépiments. Il n'existe en réalité aucune structure thécale (surface polie). (1,5 ×)
2. — L'absence de toute structure thécale apparaît nettement sur cette section transversale (lame mince). (4,5 ×)
3. — Cassure transversale : dans la diagonale du rectangle on observe une cloison vraie (notez la ligne médiane irrégulièrement brisée formée par le plan médio-septal). Au-dessus, un pseudo-septe formé par les dissépiments très épaissis et alignés en direction radiaire. (10 ×)

4, 5. — Comparaison de la figuration de Goldfuss concernant son espèce *Astraea rosacea* (5) et un galet de *Palaeastraea grandissima* (4) provenant de la région de Fischerwiese.

6. — Faisceaux latéraux régulièrement alternes, insérés à partir des ondulations du plan médio-septal. Comparez avec la figure 2b du texte.
7. — Disposition des fibres dissépimentaires en section transversale d'un pseudo-septe : comparez avec la figure 2c du texte.

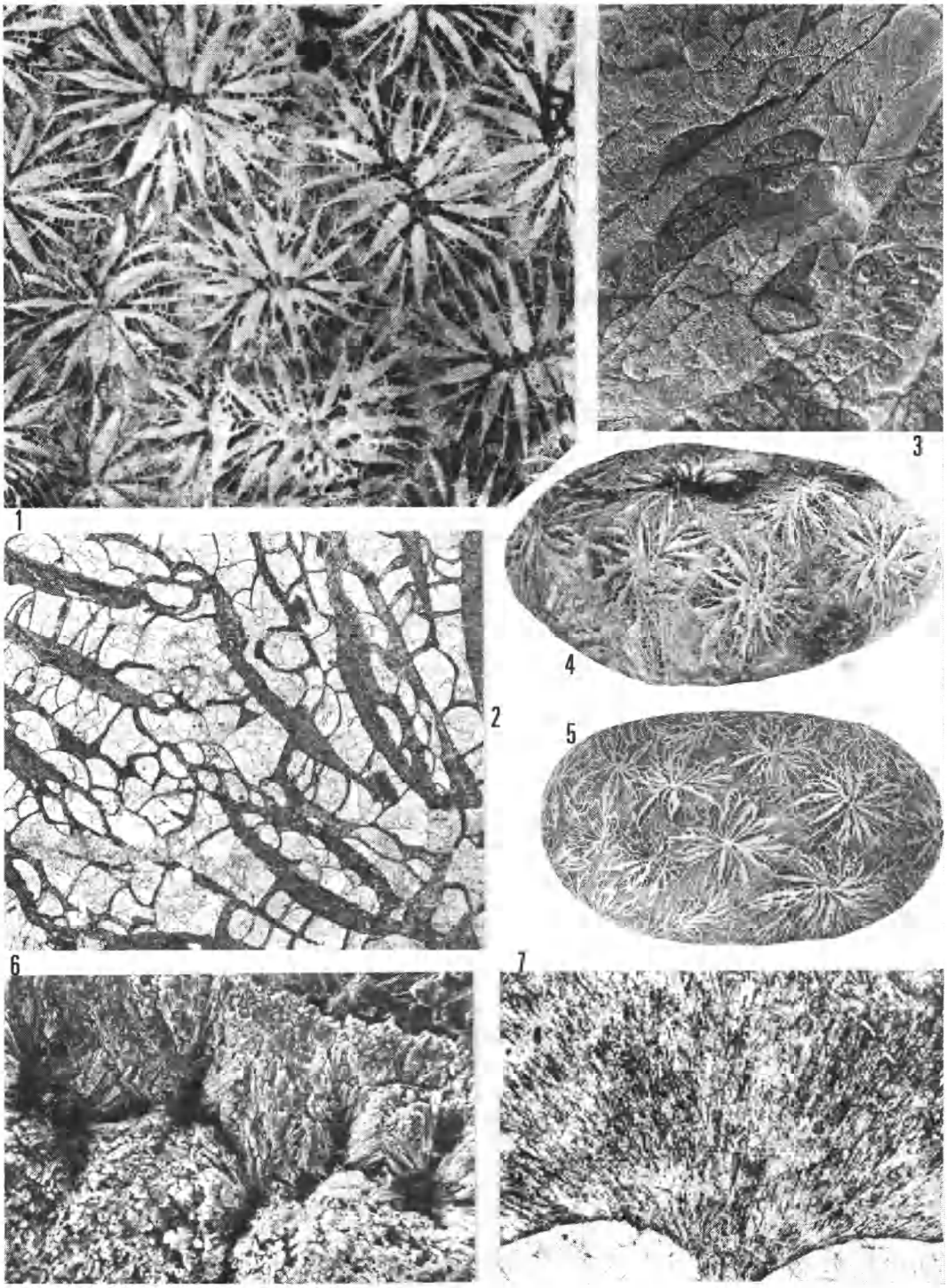
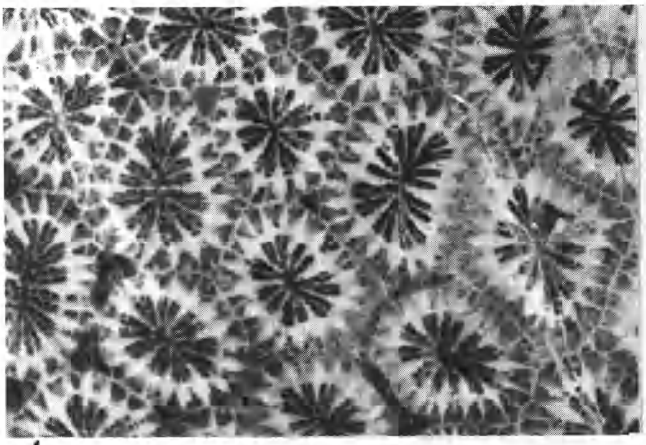


PLANCHE II

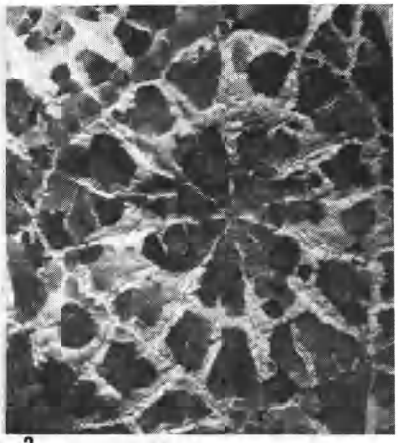
PLANCHE III

Phyllocoenia decussata Frech

1. — Morphologie d'une section transversale (surface polie). (2 ×)
2. — Morphologie d'un polypiérite en cassure tranversale. Notez la position concentrique de l'anneau endothécal (interne) et de la muraille vraie. Ces colonies sont donc véritablement cérioïdes. (4,5 ×)
3. — Même observation en lame mince transversale. Notez en outre la présence de la zone médio-septale continue. (8 ×)
4. — Microstructure septale en cassure transversale observée au microscope à balayage. Caractère parfaitement indifférencié du sclérenchyme, consistant en faisceaux fibreux aigus, insérés selon un plan médio-septal continu. (80 ×)
5. — Même observation : faisceaux du sclérenchyme. (320 ×)
6. — Dans cette cloison après dissolution des extrémités proximales des fibres, la zone médio-septale agrandie s'est trouvée partiellement comblée par de la calcite bien cristallisée. Dans un tel cas, le plan médio-septal apparaît en section comme une ligne claire continue. Le caractère secondaire de cette structure est évident ici. Comparez également avec la figure 13 du texte relative aux axes trabéculaires de *Isastraea profunda*.

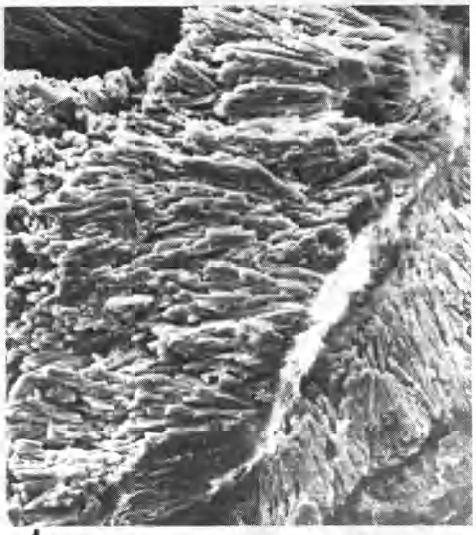


1

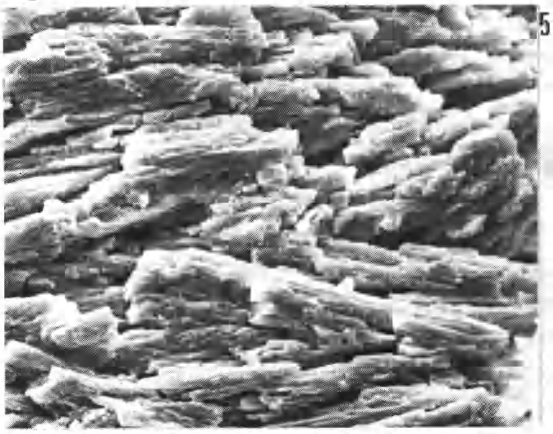


2

3



4



5

6

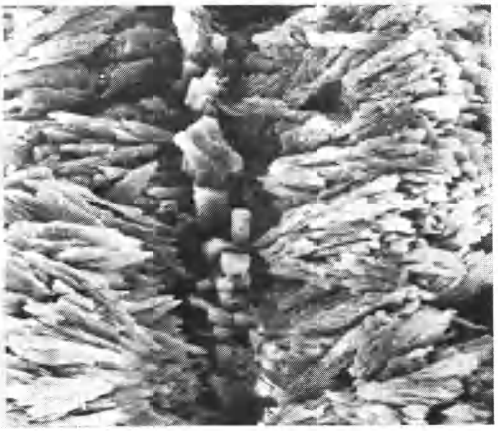


PLANCHE III

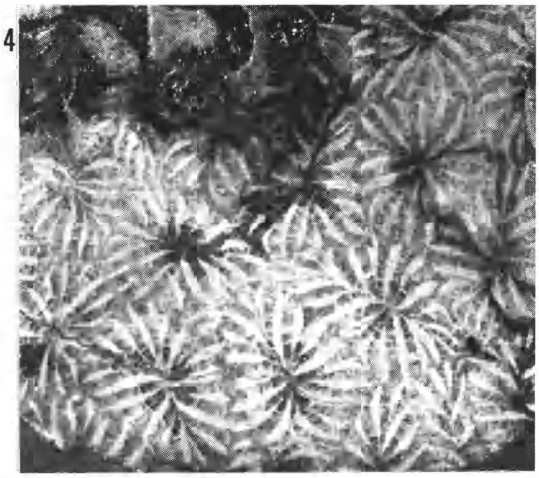
PLANCHE IV

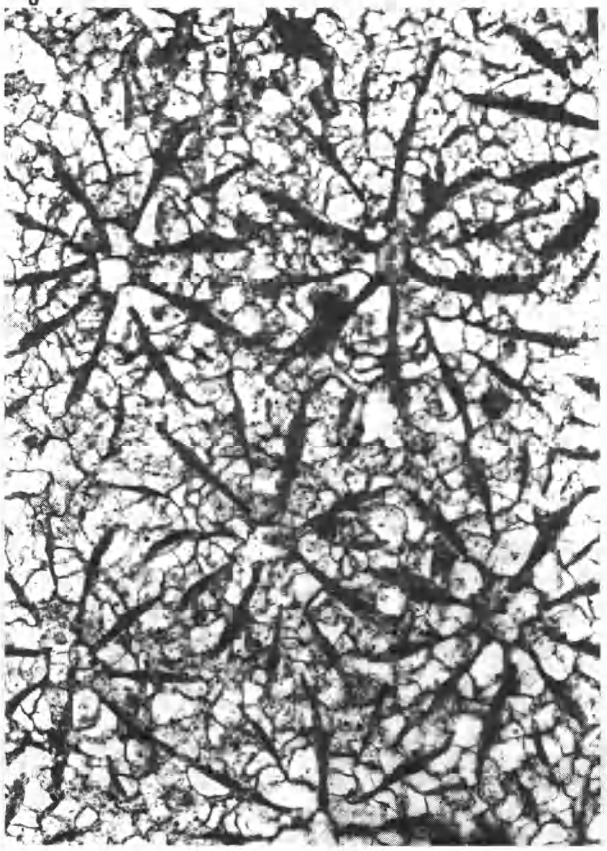
Palaeastraea minima nov. sp.

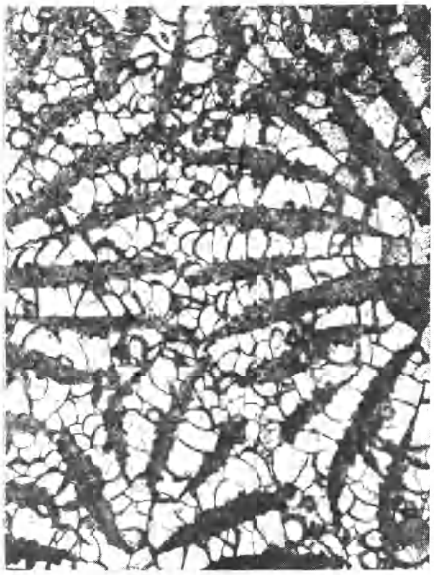
1, 2. — Holotype. (1,5 ×)
3. — Section transversale. Cloisons dépourvues de toute ornementation, endothèque très abondante. (12 ×)

P. granulata nov. sp.

4. — Morphologie (surface polie). (3 ×)
5. — Section transversale. Noter l'absence de structure thécale, l'abondance des dissépiments, la différenciation des granules latéraux. (9 ×)
6. — Bordure interne d'une cloison. (30 ×)







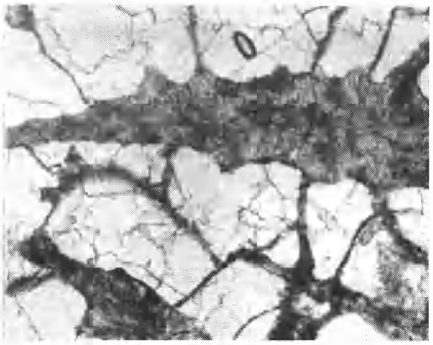


PLANCHE IV

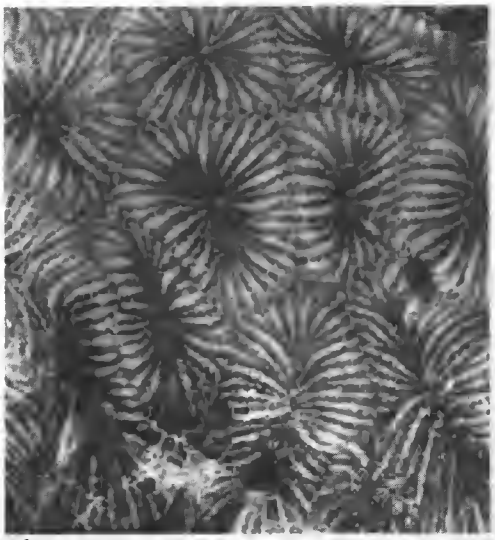
PLANCHE V

Ampakabastraea nodosa

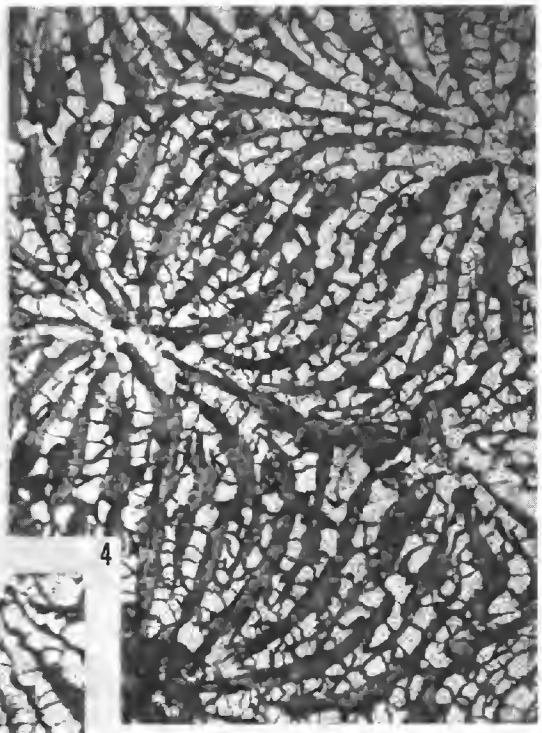
1. — Morphologie d'une section transversale (surface polie). (2,5 ×)
2. — Morphologie septale : notez la très forte ornementation granulaire (comparer avec la figure 7 du texte). (10 ×)
3. — Microstructure septale. Section transversale de trabécules parfaitement centrées et jointives des cloisons. (300 ×)

Karatchastraea karatchensis

4, 5, 6. — Morphologie et ornementation septales. Notez la très nette ornementation pennulaire.

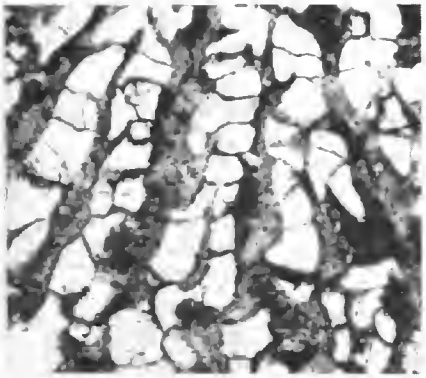


1

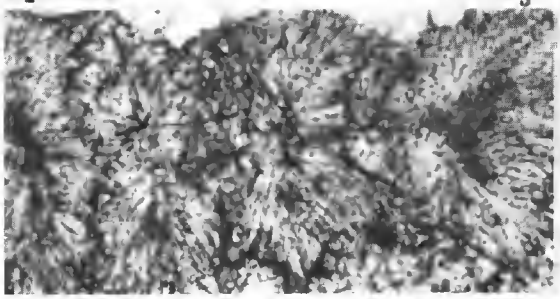


4

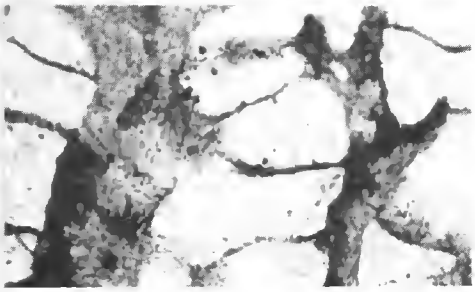
2



5



3



6

PLANCHE V

PLANCHE VI

Isastraea labyrinthica (Klipstein)

1, 2. — Morphologie de l'original de LAUBE. (2 et 4 ×)
3. — Section transversale. Notez le caractère diffus des séries méandroïdes, et les variations d'épaisseur de la structure thécale. (3 ×)
4. — Morphologie septale. (Cf. également la figure 9 du texte.)
5, 6. — Morphologie des éléments pennulaires.
7. — Granule latéral. Morphologie conique régulière. Les deux types d'éléments ornementaux coexistent sur le même spécimen.

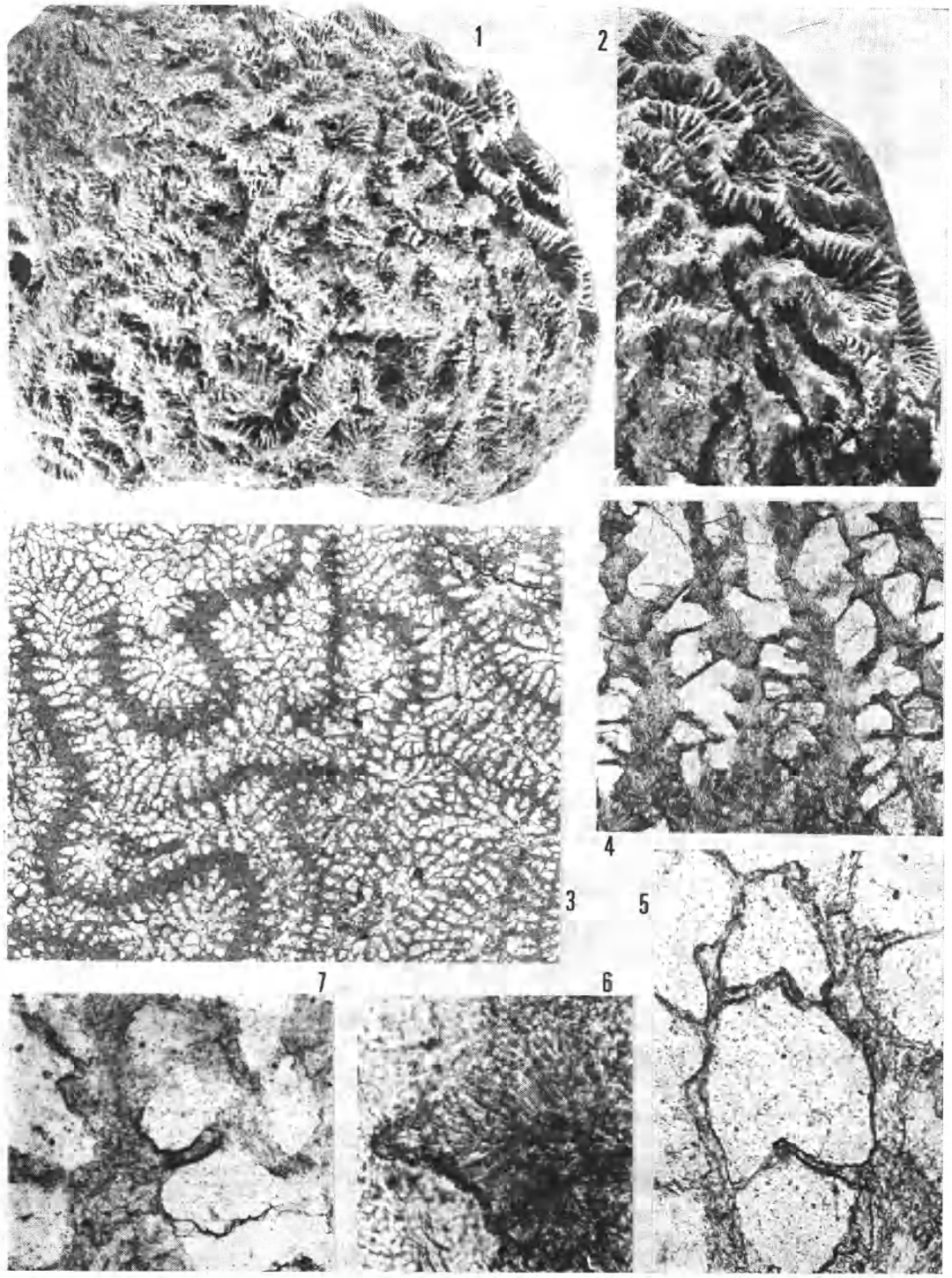


PLANCHE VI

PLANCHE VII

Isastraea bronni (Klipstein)

1 à 9. — Sections sériées montrant la formation d'une série calicinale.

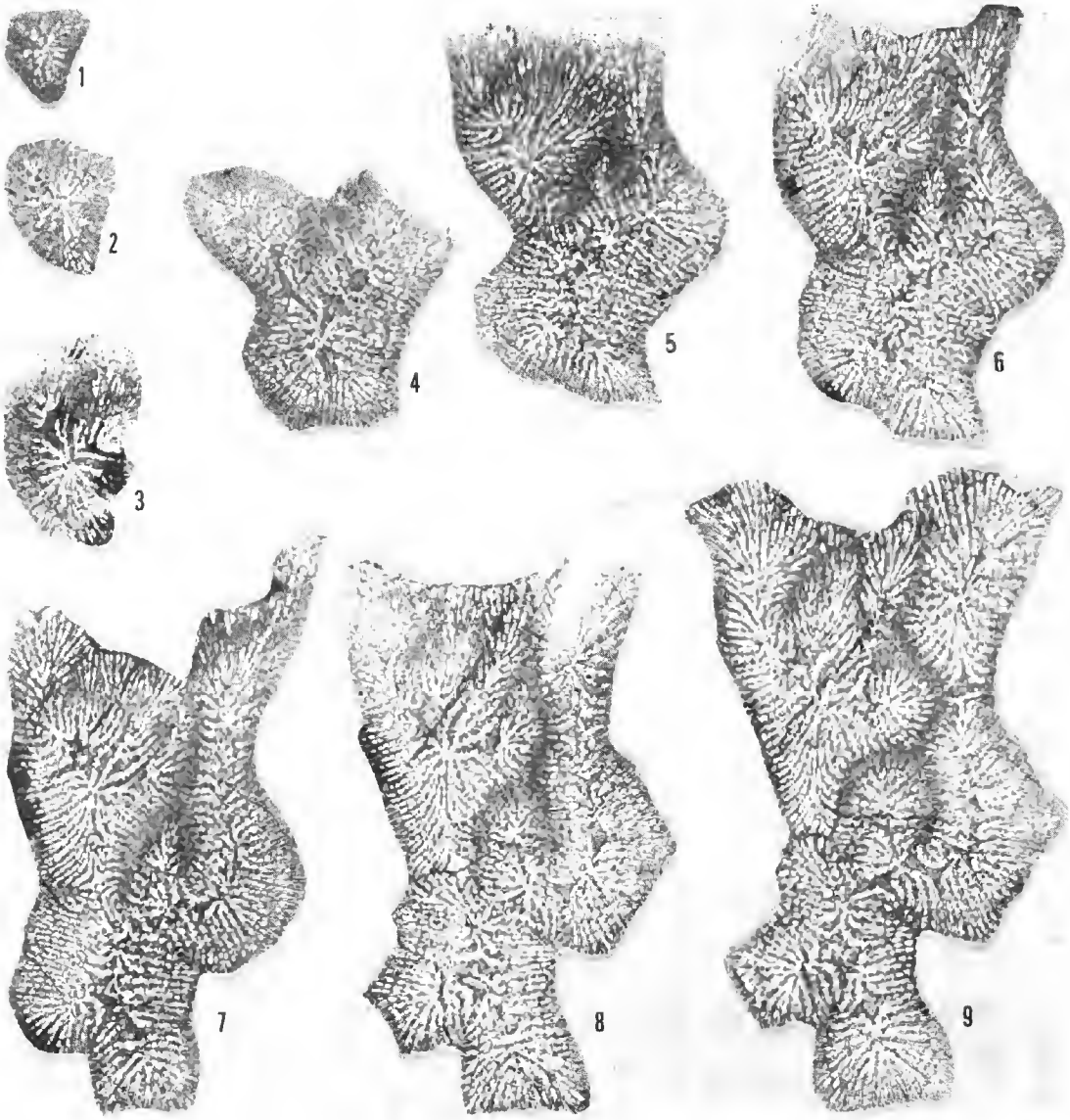


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

Isastraea guembelii Laube

1. — Morphologie d'une section transversale. (30 ×)

2 à 6. — Modalités de la gemmation. Chez cette espèce, la séparation des calices secondaires est très rapide : observez, en 6, le début d'une nouvelle bipartition alors que celui qui est figuré vient à peine de s'achever.

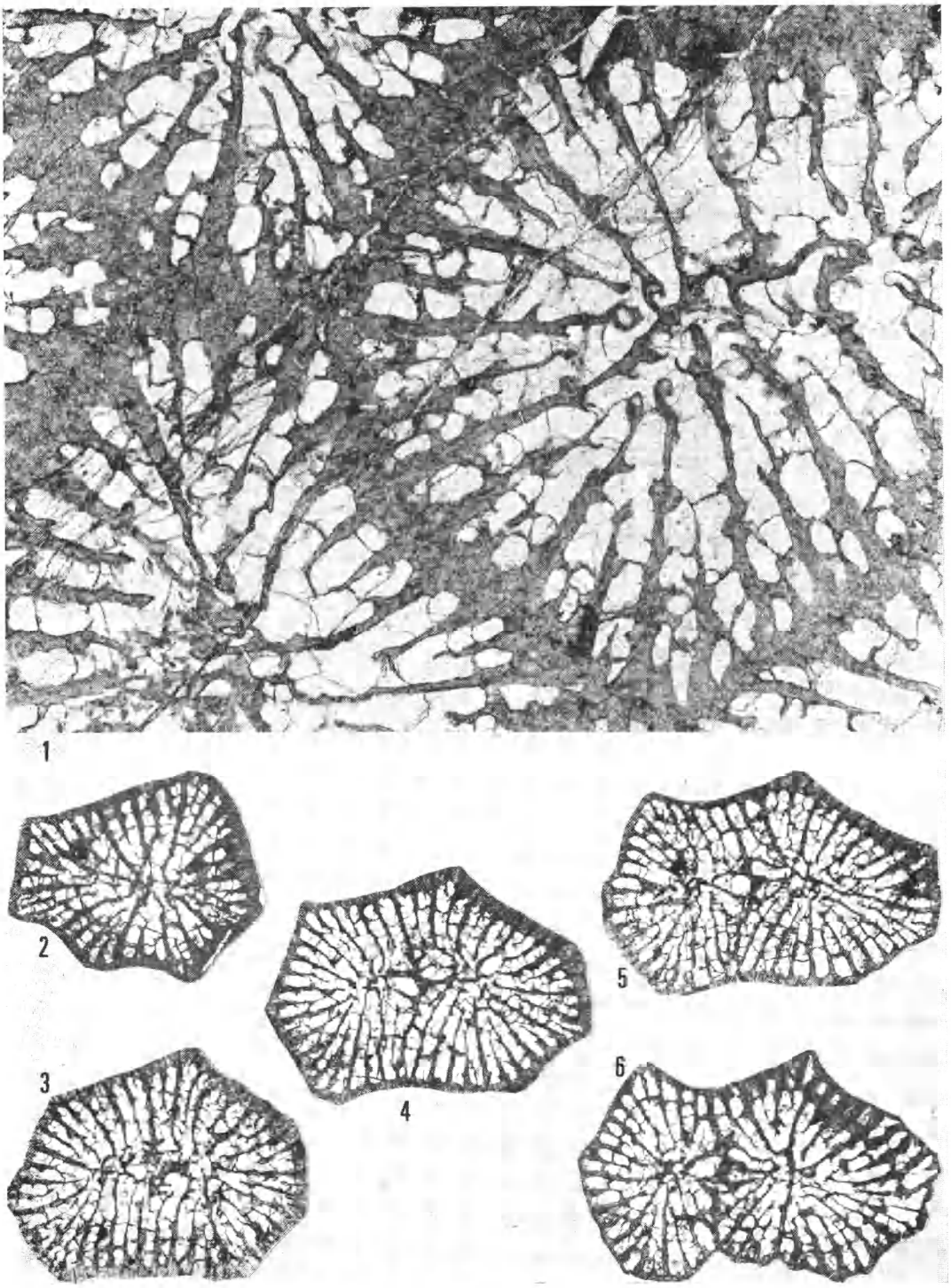
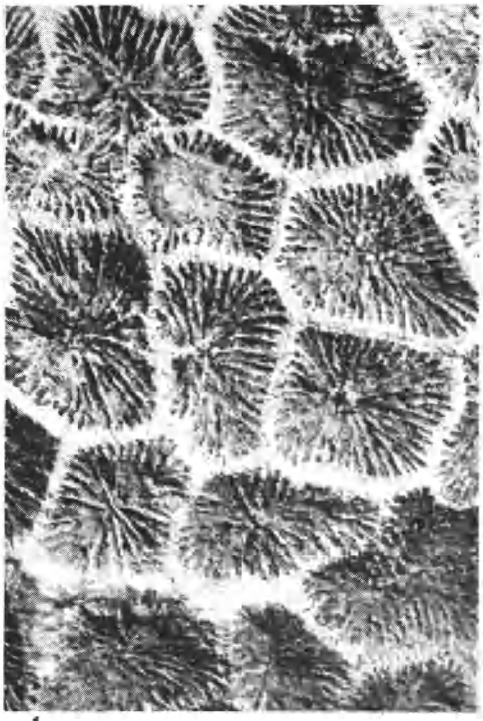


PLANCHE VIII

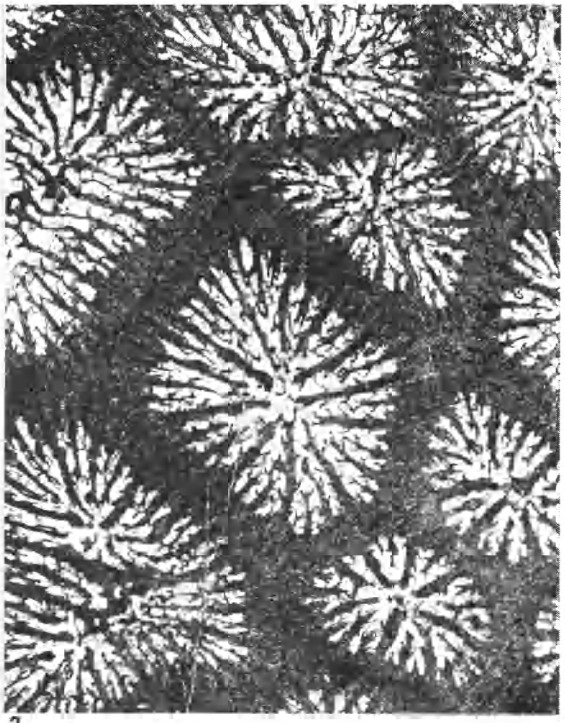
PLANCHE IX

Guembelastraea

1. — Morphotype de grande taille des collections du Musée de Trente. Surface calicifère. (3 ×)
2. — Spécimens de Turquie. Section transversale. (5 ×)
3. — Début du processus de gemmation. Identité avec la forme des Dolomites.
4. — Morphologie des pennules chez les spécimens de Turquie. (70 ×)

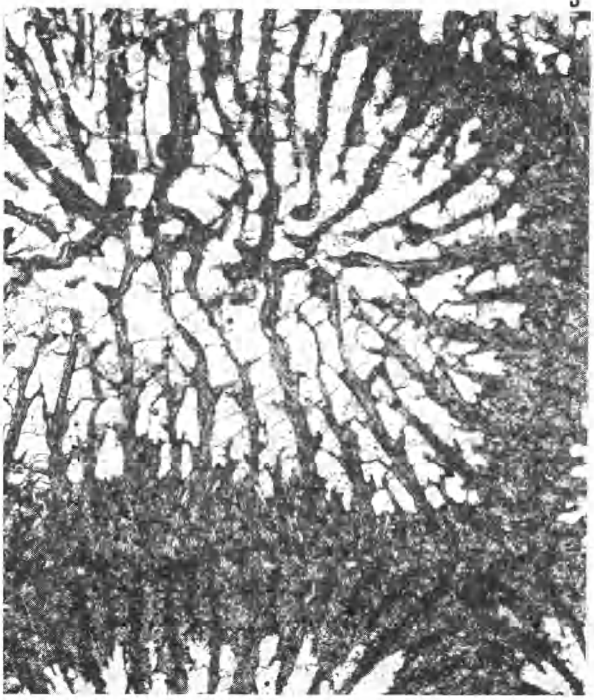


1



2

3



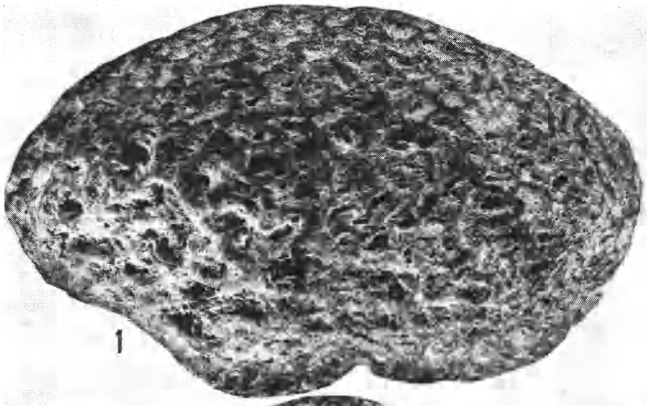
4

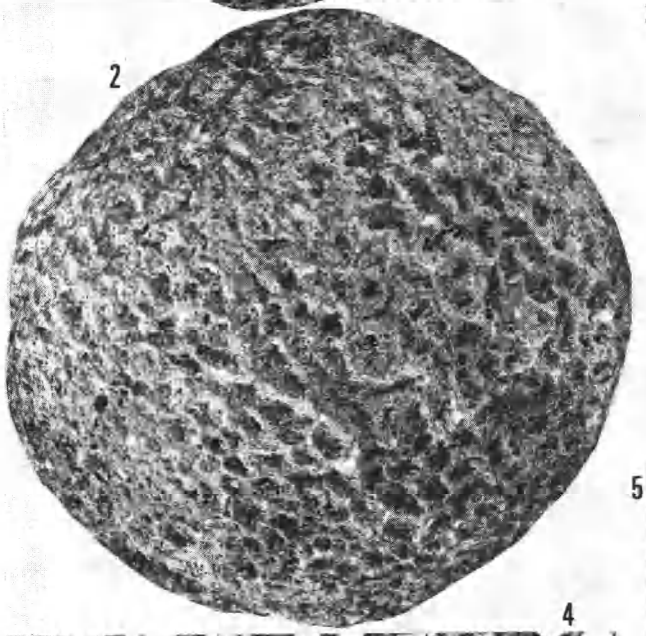
PLANCHE IX

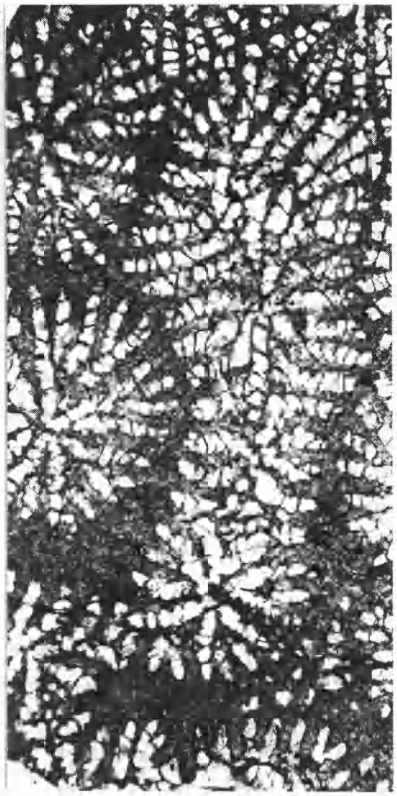
PLANCHE X

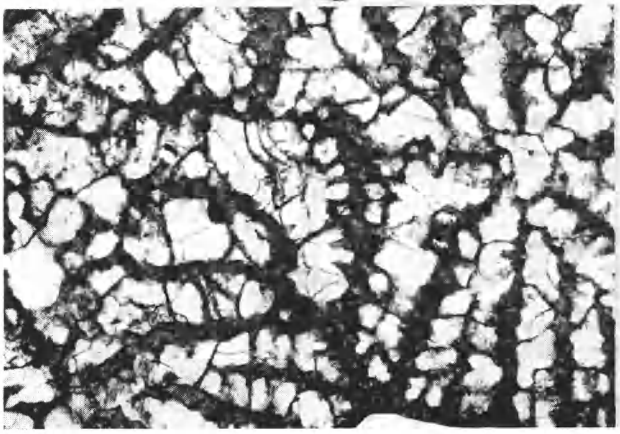
Isastraea haueri Laube

1, 2. — Original figuré de Laube. (1 ×)
3. — Section transversale d'une courte série calicinale : disposition typique de cette espèce. (8 ×)
4. — Modalité de la gemmation : croissance centripète d'un faisceau polyseptal. (15 ×)
5. — Ornementation septale : granules aigus obliques. (150 ×)









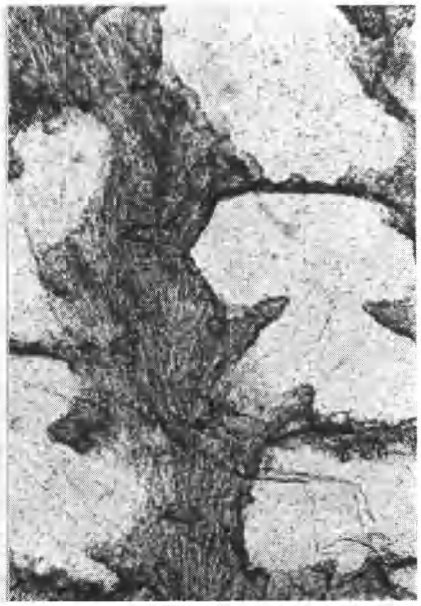


PLANCHE X

PLANCHE XI

Isastraea profunda Reuss

1. — Original de Reuss. (1,4 ×)
2. — Opposition entre région thécale épaisse et région septale mince dans les cloisons. (15 ×)
3, 4. — Microstructure septale : coupe longitudinale dans le plan septal. Observer la structure en septe simple, à trabécules modérément infléchies axialement. (15 × et 35 ×)
5, 6. — Cassure transversale des trabécules : observer la recristallisation dans les axes trabéculaires fortement agrandis par la dissolution. Cette calcite forme les « centres clairs » des trabécules, appelées aussi « épines primaires » par les anciens auteurs. L'origine diagénétique de ces structures est évidente. Comparer avec les notions de « Primarstreif », ou « Urseptum » discutées à propos des *Montlivaltia* auct. (Cuif, 1974 : 303).

Isastraea norica Frech

7. — Morphologie septale en section transversale. (5 ×)
8. — Pennules sur les faces latérales des cloisons. (30 ×)

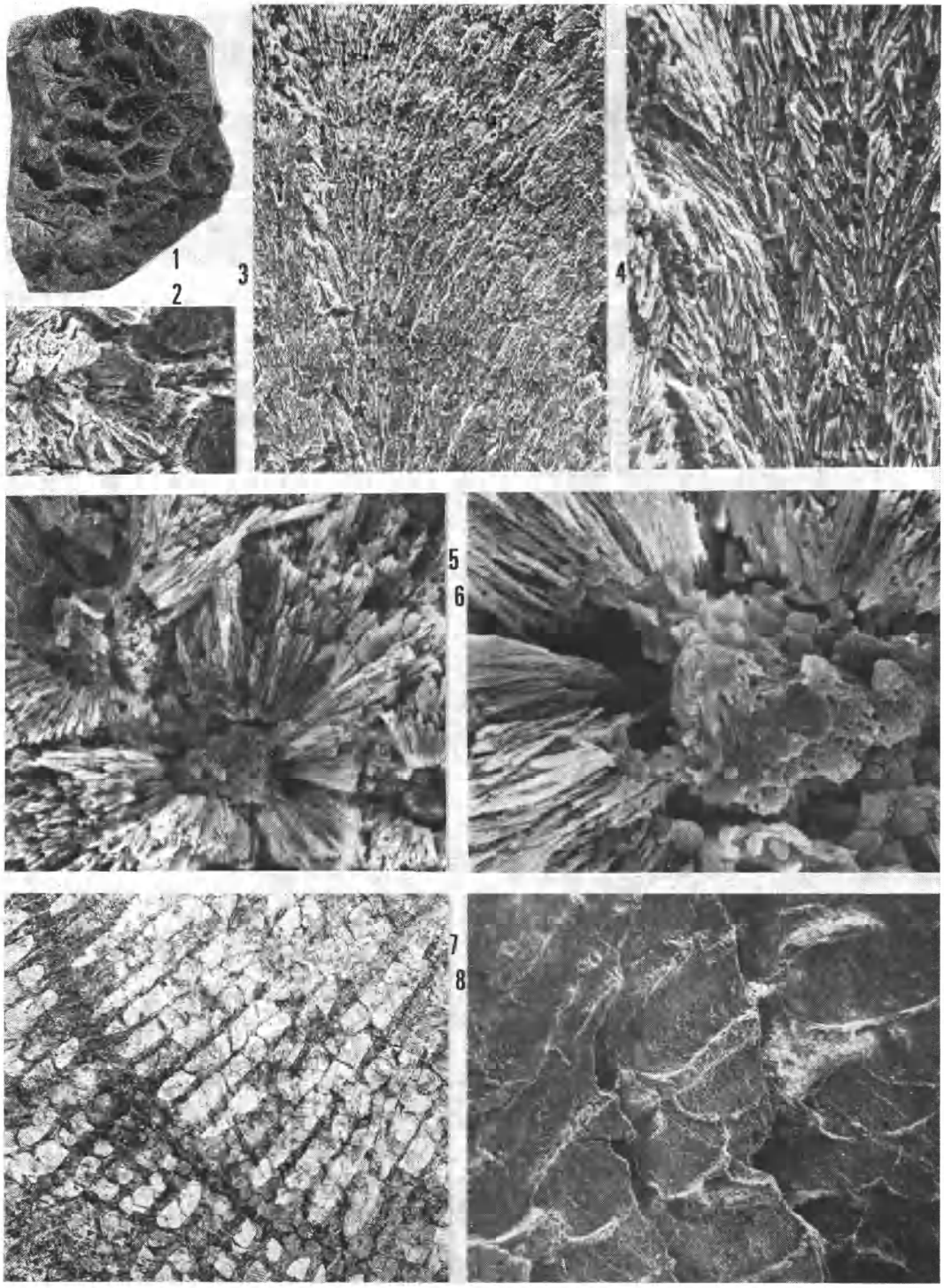


PLANCHE XI

PLANCHE XII

Elysastraea fischeri

1. — Morphologie. Comparer avec les figures 6 et 6a de LAUBE.
2, 3. — Section transversale d'un polypiérite. (6 × et 15 ×)

Isastraea profunda var. *major*

4, 5. — Morphologie typique des sections transversales. (8 × et 30 ×)

Margarastraea klipsteini Frech

6. — Original (non figuré) de FRECH.

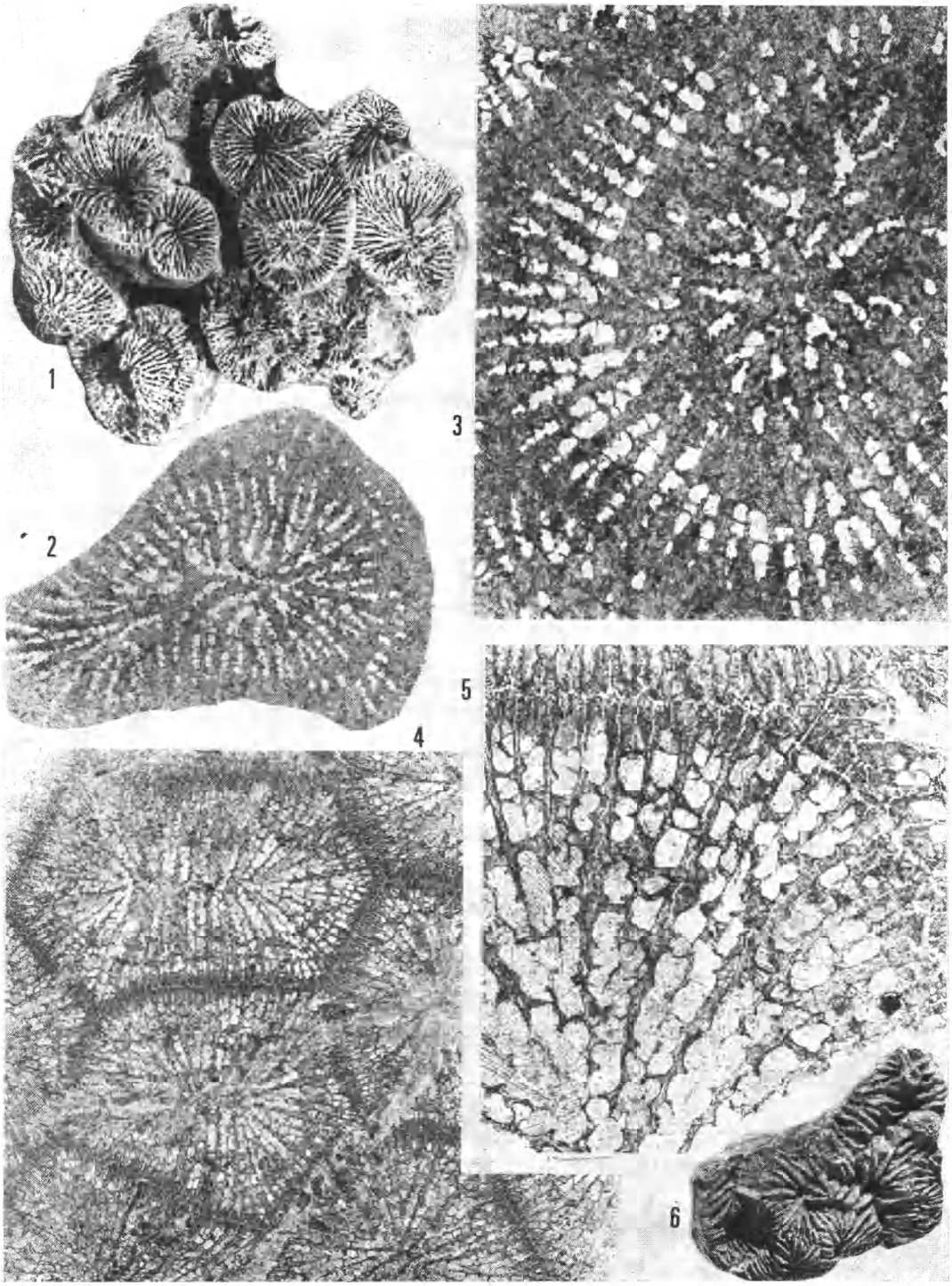


PLANCHE XII

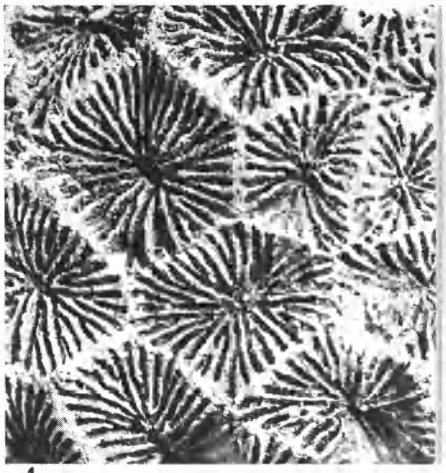
PLANCHE XIII

Chorisastraea beneckei Frech

1. — Morphologie calicinale. (3,5 ×)
2. — Faces latérales des cloisons, rangées irrégulières de granules, courbées en fonction de l'inflexion des cloisons. (15 ×)

3, 4.— Sections transversales montrant deux modalités de gemmation chez cette espèce.

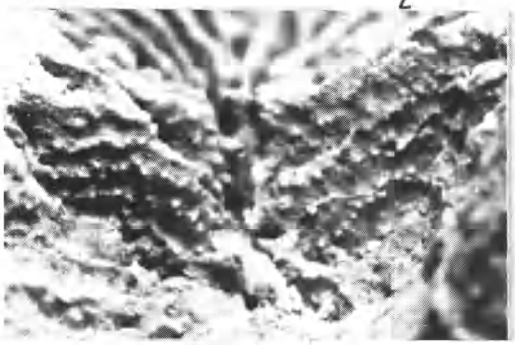
5. — Microstructure septale en grosses trabécules verticales jointives. Comparer avec la figure 17 du texte. En haut, élargissement de la trabécule en rapport avec la production d'un granule latéral. (100 ×)



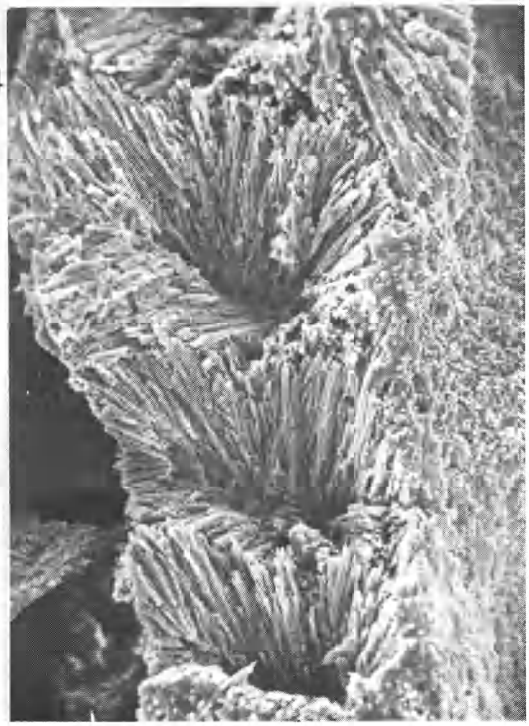
1

2

3



4



5

PLANCHE XIII

PLANCHE XIV

Formes cério-méandroïdes du Trias de Turquie

1, 2. — *Cerioheterastraea cerioidea.* Morphologie de l'holotype. Section transversale d'un polypiérite en phase de gemmation. (1 × et 2,5 ×)
3. — *Meandrovolzeia serialis* nov. gen. n. sp. (3 ×)
4. — *Distichomeandra spinosa* nov. gen. n. sp. (3 ×)
5. — *Gablonzeria reussi* nov. sp. (3 ×)
6. — *Gablonzeria meandriformis* nov. sp. (3 ×)
7. — *Stuoresia cerioidea* nov. sp. (3 ×)

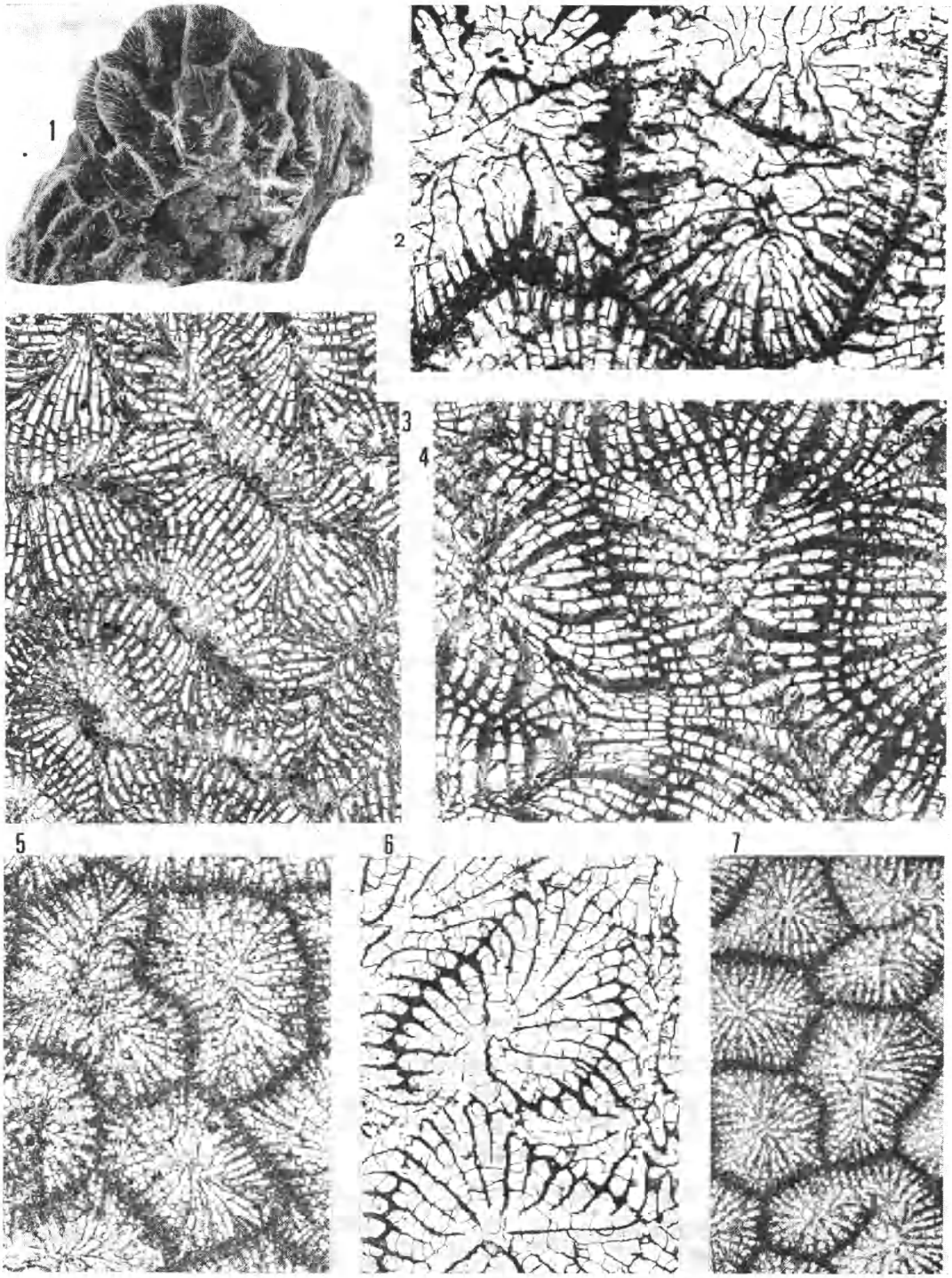


PLANCHE XIV

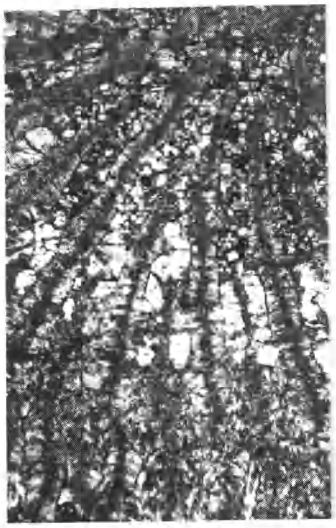
PLANCHE XV

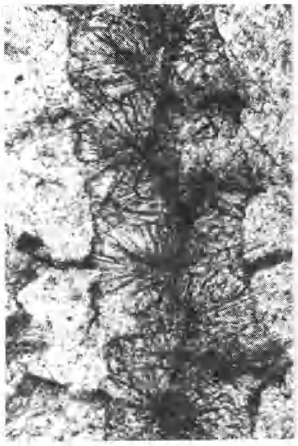
Genre *Toechastraea*

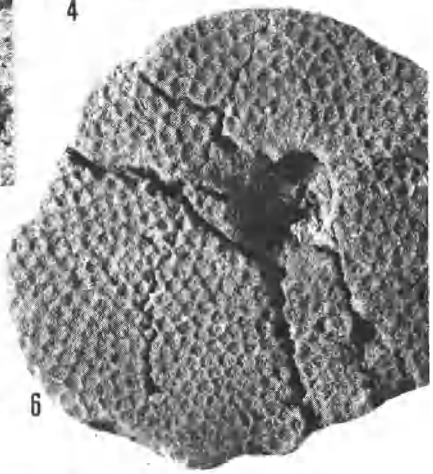
1 à 5. — Espèce-type du genre : *T. oppeli*. 1, Morphologie d'un spécimen du Sett-Sass. (1,5 ×) 2, 3, Section transversale : comparer la microstructure septale avec la figure 24 du texte. (150 ×) 4, Ornementation latérale : les forts granules bien visibles ici correspondent aux extrémités distales des sclérodemites latéraux. (22 ×) 5, Columelle styliforme axiale. (8 ×)

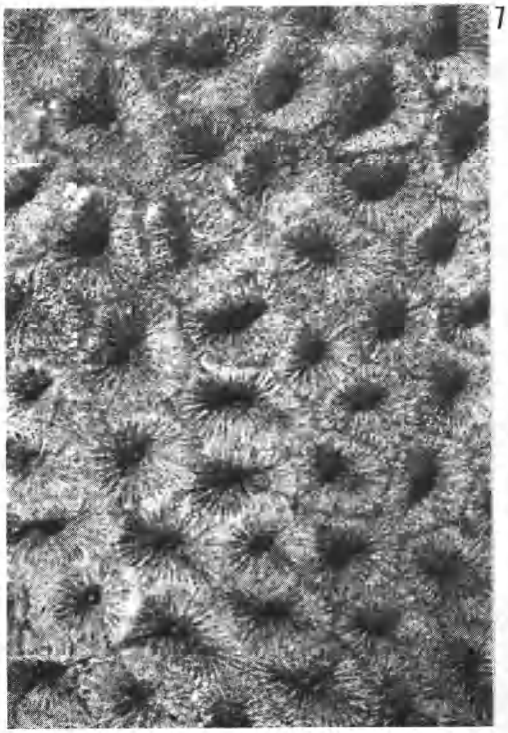
6. — *T. major*. Morphologie calicinale. (2 ×)

7, 8. — *T. plana*. Morphologie et section transversale de l'holotype. (1 × et 10 ×)









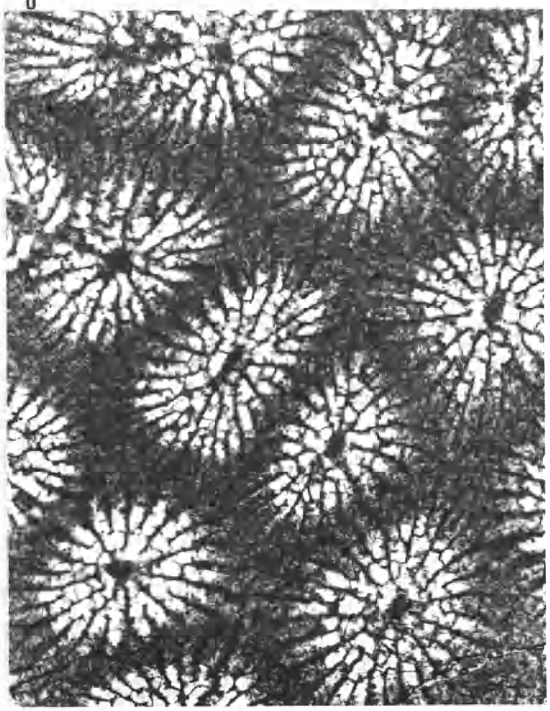
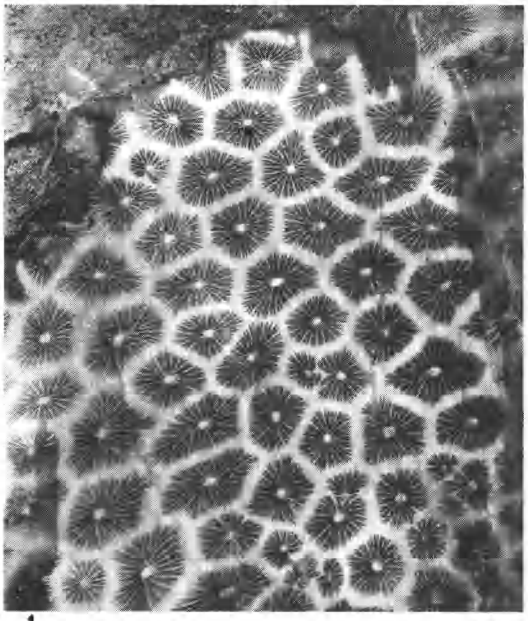


PLANCHE XV

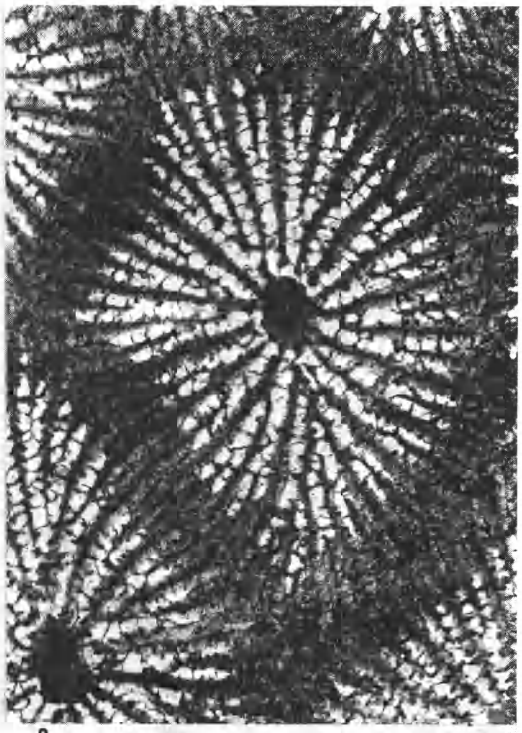
PLANCHE XVI

Genre *Toechastraea*

1, 2. — *T. major* nov. sp. Section transversale (surface polie et coupe). (1,5 × et 10 ×)
3, 4. — *T. pachyphylla* nov. sp. Coupe et surface polie. (10 × et 3 ×)

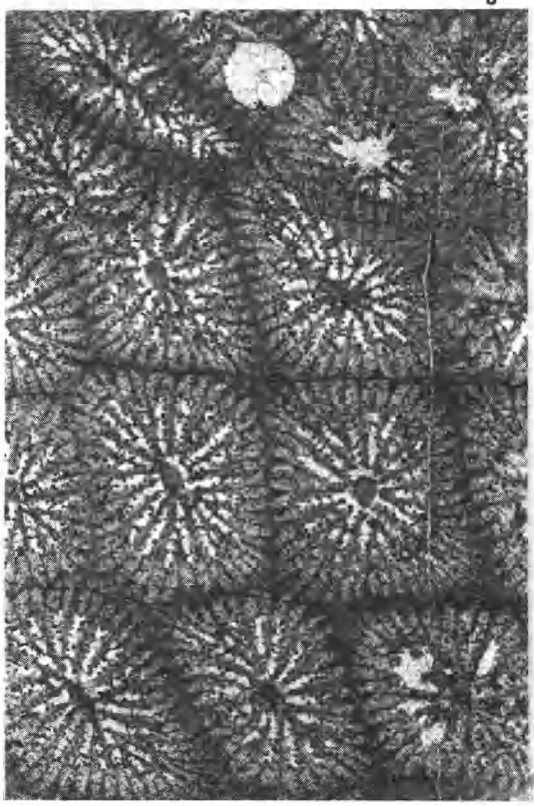


1



2

3



4

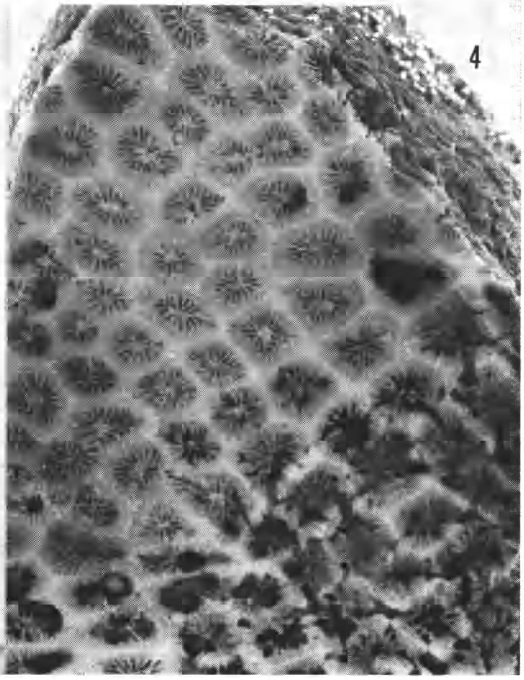


PLANCHE XVI

PLANCHE XVII

1. — *Thamnastraea rectilamellosa*. Exemple typique de spécimen de Fischerwiese. (2 ×)
2, 3. — *Thamnastraea norica*. Morphologie des séries calicinales et ornementations latérales des lames biseptales. (3 × et 6 ×)
4, 5. — *Alakiria spheroidea* nov. gen. nov. sp. Section transversale de l'holotype. Ornementation granulaire des cloisons et particularités de l'endothèque. (2 × et 25 ×)

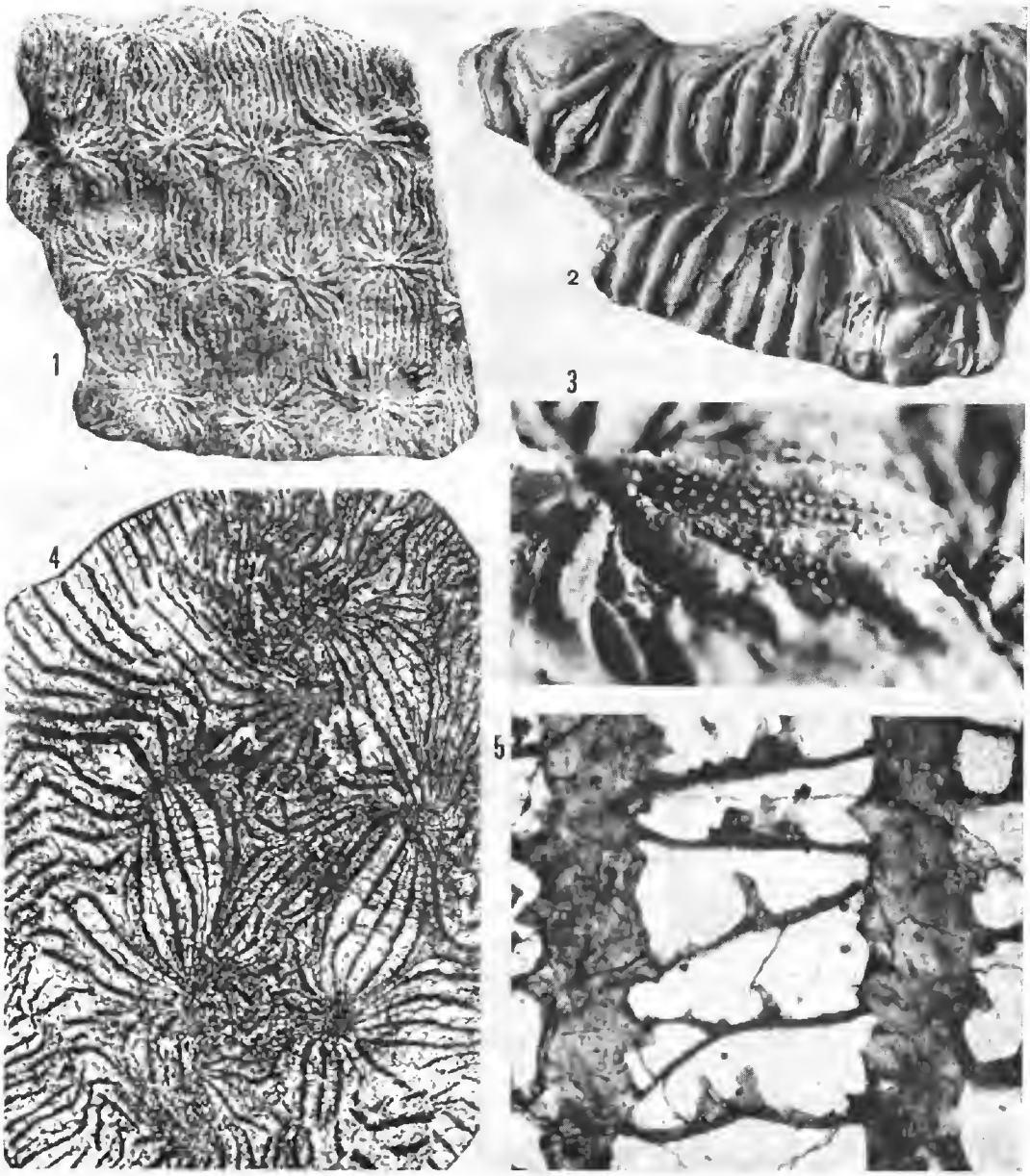


PLANCHE XVII

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 381, mai-juin 1976.
Sciences de la Terre 53 : 65-196.

Achevé d'imprimer le 30 juillet 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.